Postverlagsort Berlin

PLANTA

ARCHIV FÜR WISSENSCHAFTLICHE BOTANIK

BEGRÜNDET VON **W. RUHLAND** UND **H. WINKLER**

UNTER MITWIRKUNG VON
J. BONNER-PASADENA, **A. ERNST**-ZÜRICH
H. v. GUTTENBERG-ROSTOCK, **R. HARDER**-GÖTTINGEN, **O. RENNER**-MÜNCHEN
W. RUHLAND-UNTERDEUFSTETTEN, **W. SCHUMACHER**-BONN

HERAUSGEGEBEN VON

L. BRAUNER
MÜNCHEN

E. BÜNNING
TÜBINGEN

54. BAND, 2. HEFT
MIT 52 TEXTABBILDUNGEN
(ABGESCHLOSSEN AM 16. NOVEMBER 1959)

SPRINGER-VERLAG
BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG
1959

Planta (Berl.)

Preis DM 19.60

Planta. Archiv für wissenschaftliche Botanik

Begründet 1925. Band 1—34 (1945) herausgegeben von *W. Ruhland* und *H. Winkler*. (Band 1—21, 1934, als „Zeitschrift für wissenschaftliche Biologie", Abteilung E.) Band 35—47. Herausgegeben von *W. Ruhland* und *O. Renner*. Band 48—51. Herausgegeben von *W. Ruhland, L. Brauner* und *E. Bünning*

Die Zeitschrift „Planta", Archiv für wissenschaftliche Botanik, steht in deutscher Sprache oder einer der Kongreßsprachen, sofern sie die Muttersprache des Autors ist, abgefaßten Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der Botanik, abgesehen von solchen rein systematischen oder floristischen Inhalts, offen.

Arbeiten, welche einen Vermerk des Verfassers „Kurze Mitteilung" tragen, werden sobald wie möglich außerhalb der Reihenfolge des Eingangs abgedruckt. Ihr Umfang darf 4 Druckseiten nicht überschreiten; die Beigabe von Abbildungen ist nur in Ausnahmefällen angängig.

Die Zeitschrift erscheint zur Ermöglichung raschester Veröffentlichung zwanglos in einzeln berechneten Heften, die zu Bänden vereinigt werden.

Der Autor erhält einen Unkostenersatz von DM 20.— für den 16seitigen Druckbogen, jedoch im Höchstfalle DM 40. — für eine Arbeit. Für „Kurze Mitteilungen" wird ein Unkostenersatz nicht erstattet.

Grundsätzlich dürfen nur Arbeiten eingereicht werden, die vorher weder im Inland noch im Ausland veröffentlicht worden sind. Der Autor verpflichtet sich, sie auch nachträglich nicht an anderer Stelle zu publizieren. Mit der Annahme des Manuskriptes und seiner Veröffentlichung durch den Verlag geht das Verlagsrecht für alle Sprachen und Länder einschließlich des Rechts der fotomechanischen Wiedergabe oder einer sonstigen Vervielfältigung an den Verlag über. Jedoch wird gewerblichen Unternehmen für den innerbetrieblichen Gebrauch nach Maßgabe des zwischen dem Börsenverein des Deutschen Buchhandels e.V. und dem Bundesverband der Deutschen Industrie abgeschlossenen Rahmenabkommens die Anfertigung einer fotomechanischen Vervielfältigung gestattet. Wenn für diese Zeitschrift kein Pauschalabkommen mit dem Verlag vereinbart worden ist, ist eine Wertmarke im Betrage von DM 0.30 pro Seite zu verwenden. *Der Verlag läßt diese Beträge den Autorenverbänden zufließen.*

Die Mitarbeiter erhalten von ihrer Arbeit bis auf weiteres zusammen 75 Sonderdrucke unentgeltlich.

Aufnahmebedingungen siehe 3. Umschlagseite.

Alle Manuskripte und Anfragen sind zu richten an

Professor Dr. Leo Brauner, München 19, Menzingerstr. 67, Botanisches Institut der Universität, oder an

Professor Dr. Erwin Bünning, Tübingen, Botanisches Institut der Universität, Wilhelmstraße 5.

Springer-Verlag

Berlin-Wilmersdorf, Heidelberger Platz 3, Fernsprecher 830301
und
Heidelberg, Neuenheimer Landstr. 28—30, Fernsprecher 27901

54. Band **Inhaltsverzeichnis** 2. Heft

Seite

TRANQUILLINI, W., Die Stoffproduktion der Zirbe (*Pinus cembra* L.) an der Waldgrenze während eines Jahres. I. Standortsklima und CO_2-Assimilation. Mit 8 Textabbildungen 107

TRANQUILLINI, W., Die Stoffproduktion der Zirbe (*Pinus cembra* L.) an der Waldgrenze während eines Jahres. II. Zuwachs und CO_2-Bilanz. Mit 5 Textabbildungen 130

SCHWARZE, P., Untersuchungen über die gesteigerte Flavonoidproduktion in Phaseolus-Artbastarden *(Phaseolus vulgaris* × *Phaseolus coccineus)*. Mit 1 Textabbildung 152

LÜDTKE, M., Über das Eiweiß der Bastfasern 162

MILOVIDOV, P., Orientierende Versuche über den Einfluß von Mutterkornpilz-Alkaloiden auf die pflanzliche Zelle. Mit 38 Textabbildungen 172

Die Wiedergabe von Gebrauchsnamen, Handelsnamen, Warenbezeichnungen usw. in dieser Zeitschrift berechtigt auch ohne besondere Kennzeichnung nicht zu der Annahme, daß solche Namen im Sinne der Warenzeichen- und Markenschutz-Gesetzgebung als frei zu betrachten wären und daher von jedermann benutzt werden dürften.

Planta 54, 107—129 (1959)

Aus der Forstlichen Bundesversuchsanstalt Mariabrunn,
Forschungsstelle für Lawinenvorbeugung, Innsbruck

DIE STOFFPRODUKTION DER ZIRBE (*PINUS CEMBRA* L.) AN DER WALDGRENZE WÄHREND EINES JAHRES*

I. STANDORTSKLIMA UND CO_2-ASSIMILATION

Von

WALTER TRANQUILLINI

Mit 8 Textabbildungen

(Eingegangen am 3. Juli 1959)

Einleitung

Um ein Bild über den CO_2-Umsatz und Stoffgewinn einer Pflanze zu gewinnen, prüfte man einerseits den Gaswechsel von Pflanzenproben im Laboratorium unter kontrollierten Bedingungen und brachte diesen dann mit dem jeweiligen Standortsklima in Beziehung (BOYSEN JENSEN 1932, ROMOSE 1940, LARSEN 1942, MÜLLER 1951, WINKLER 1957). In ähnlicher Weise haben jüngst PISEK und WINKLER (1958) den jahreszeitlichen und den durch Wetterumschläge im Winter verursachten Schwankungen des Assimilationsvermögens von Fichte und Zirbe erfolgreich nachgespürt, indem sie die Assimilation am Standort abgeschnittener Triebe im Laboratorium unter standardisierten Licht-, Temperatur- und Wasserzustandsverhältnissen maßen.

Anderseits trachtete man, die CO_2-Aufnahme der Pflanzen unmittelbar an deren Standort laufend zu bestimmen, was infolge technischer und organisatorischer Schwierigkeiten bisher nur an einzelnen ausgewählten Tagen möglich war. So untersuchte z. B. CARTELLIERI (1935) den Jahresgang der Assimilation einer erwachsenen Zirbe an der alpinen Waldgrenze. Die vorbildlichen Messungen beschränken sich aber auf nur 7 Tagesgänge.

Diese wie jene Bemühungen führten zur Erkenntnis, daß die Assimilationsintensität u. a. auch unserer wichtigsten Holzarten spezifisch verschieden ist (POLSTER 1950) und deckten grundsätzlich wichtige Beziehungen zwischen Stoffgewinn und Umweltslage auf. Feinere Züge im Jahreslauf der Assimilation konnten wegen der Lückenhaftigkeit des Materials nicht hervortreten. Die Abschätzung der Jahressumme von assimiliertem Kohlendioxyd machten zwei Fehlerquellen schwierig und unsicher, nämlich das Übertragen der an vereinzelten Meßtagen gefundenen Werte auf die ganze Vegetationsperiode (POLSTER 1950, 1955, HUBER und POLSTER 1955) und der Schluß von der Photosynthese

* Herrn Professor Dr. BRUNO HUBER zum 60. Geburtstag gewidmet.

weniger Blätter oder Zweige auf die Leistung der Blattmasse erwachsener Bäume oder gar Bestände[1].

Die durch mehrere Jahre ständig besetzte ökologische Klimastation an der alpinen Waldgrenze bei Obergurgl und der Einsatz vollautomatisch registrierender Geräte ermöglichten es erstmals, den CO_2-Umsatz in ihrem Boden wurzelnder junger Zirbenbäumchen in 6 min-Abständen ein ganzes Jahr hindurch fast laufend aufzuzeichnen und dazu synchron die Änderungen der Umweltsfaktoren wie Strahlung, Temperatur, Niederschläge, Wind usw. festzuhalten. So konnten die Schwankungen des Gaswechsels genau analysiert und auf Grund der Kenntnis von CO_2-Aufnahme und -Abgabe der ganzen Pflanzen die Jahresbilanz unmittelbar erstellt werden[2]. Dadurch waren die beiden Hauptfehlerquellen, welche die exakte Berechnung der Stoffproduktion erschwerten, ausgeschaltet.

Die Versuche wurden in Zusammenarbeit mit dem wissenschaftlichen Team der Forschungsstelle für Lawinenvorbeugung, Innsbruck, ausgeführt. Meinen Kollegen, besonders Herrn Dr. G. FROMME, der die zahlreichen Registrierkurven auswertete, bin ich zu tiefem Dank verpflichtet.

Standort und Versuchsobjekte

Die ökologische Station Obergurgl ist bereits mehrfach beschrieben (u. a. TRANQUILLINI 1957). Als wichtigstes sei hier nur wiederholt, daß sie auf dem Westhang des Gurglertales (hinterstes Ötztal, Tirol) unmittelbar über der Waldkrone in 2070 m Seehöhe liegt. In ihrer Umgebung findet man bis in 2230 m Höhe, besonders auf den nach NW geneigten Seiten von Geländewellen, reichlich natürlichen Jungwuchs der Zirbe (*Pinus Cembra* L.). In etwa 50 m Entfernung von 2 Baracken, in denen die Registriergeräte zur Messung der Assimilation und des Bioklimas der Pflanzen untergebracht waren, fanden wir eine nach Exposition und Vegetation einheitliche Versuchsfläche[3], auf der eng beisammen zahlreiche Jungpflanzen standen. Die Fläche ist um 27° nach NNE geneigt und mit niedriger Zwergstrauchvegetation aus *Loiseleuria procumbens*, *Empetrum hermaphroditum* und *Cetraria islandica* bewachsen. Wir suchten mehrere möglichst gleich aussehende Bäumchen aus, von

[1] Um diese „doppelte Integration" zu umgehen, versuchten HUBER (1950, 1952) und sein Schüler KOCH (1957) den CO_2-Umsatz von Pflanzenbeständen durch das CO_2-Konzentrationsgefälle und den Austausch über der Vegetation direkt zu bestimmen. Andere wiederum bemühten sich, der Bestandesassimilation dadurch näherzukommen, daß sie die Assimilation in verschiedenen Kronenbezirken erwachsener Bäume (PISEK und TRANQUILLINI 1954) sowie die Leistungsunterschiede charakteristischer Bestandesbäume untersuchten (POLSTER und NEUWIRTH 1958).

[2] Über die Messungen im Winterhalbjahr habe ich bereits ausführlich berichtet (TRANQUILLINI 1957).

[3] Es ist dieselbe Fläche, auf der die Zirbe N_2 stand, deren Standortsklima und Assimilationsverhalten im Winter 1954/55 bereits beschrieben wurde (TRANQUILLINI 1957).

Tabelle 1

Zirbe Nr.	Höhe cm	Wurzeltiefe cm	Alter Jahre	Trockengewicht (g)				
				Pflanze gesamt	Nadeln gesamt	Nadeln letzter Jahrgang	Äste und Stamm	Wurzeln
N_3	9	6	6	1,680	1,040	0,397	0,481	0,159
N_4	9	10	5	1,407	0,802	0,262	0,434	0,171
N_5	8	4	8	2,322	1,385	0,389	0,750	0,187
N_7	13	8	6	1,751	0,681	0,220	0,743	0,327
N_8	8	10	7	1,162	0,625	—	0,349	0,188
N_9	12	7	7	1,503	0,684	0,155	0,601	0,218

denen angenommen werden konnte, daß sie unter annähernd gleichen Umweltsbedingungen standen. Alter, Höhe und Gewicht der Versuchspflanzen sind in Tabelle 1 zusammengestellt.

Methodisches zur Assimilationsmessung

Die angewandten Meßmethoden sind bereits früher ausführlich beschrieben worden (Tranquillini 1957), so daß hier nur einige Ergänzungen mitgeteilt werden.

1. Assimilationscuvette. Der ganze oberirdische Teil der Versuchspflanzen kam in zylindrische Assimilationskammern aus hauchdünnem Cellophan (mit Cellonstreifen verstärkt). Damit die bodennahe Luft, die oftmals starke CO_2-Schwankungen aufweist, nicht unmittelbar in die Cuvette und die Vergleichsluftleitung eintreten kann, wurden beide Ansaugöffnungen in eine Untertasse aus Cellon gestellt, in deren Mitte das Stämmchen der Versuchspflanzen durchtrat (Abb. 1). Der Schlitz, welcher zum Einschieben des Stämmchens diente, wurde nachträglich mit Klebstreifen verschlossen. Zum Messen der Atmung wurde die durchsichtige Cellophancuvette gegen eine schwarz gestrichene Glascuvette ausgetauscht.

2. Pumpen. Die Durchströmung der 3 Cuvetten und der 3 Vergleichsluftleitungen besorgten elektrische Membranpumpen, die durch die rund 50 m langen Schlauchleitungen etwa 30 Liter Luft pro Stunde förderten. Die Pumpen arbeiteten z. T. unregelmäßig und waren auch nicht völlig gasdicht. Bei Dauermessungen ist daher eine zentrale Saugpumpe am Ende des ganzen Strömungssystems und eine automatische Regelung der Strömungsmenge in den einzelnen Leitungen vorzuziehen. Sie vereinfacht die Wartung der Anlage und die Auswertung der Registrierungen.

3. Überwärmung in der Cuvette. Zur Vermeidung von Überwärmung in der Kammer wurde der Ultrarot-Teil der Strahlung durch KG-Glas (Schott) gefiltert. Drei der 2 dm^2 großen Filtergläser wurden zu einer Kuppel zusammengebaut (Abb. 2). Trotzdem waren die Pflanzen in der Cuvette, besonders bei starker Einstrahlung, immer noch deutlich wärmer als im Freien (Abb. 3), weil die Wärmeabfuhr durch Konvektion in der Kammer äußerst gering ist.

4. Der CO_2-Gehalt in der Cuvette. Bei der Assimilationsmessung muß man achtgeben, daß der CO_2-Gehalt in der Cuvette durch die Kohlendioxydaufnahme der eingeschlossenen Blätter nicht so stark abnimmt, daß er die Assimilation begrenzt. Wir ermittelten daher zunächst die Assimilation eines kleinen Zirbenzweiges in einer Glaszylindercuvette (a), schalteten darauf eine zweite Cuvette mit einem zweiten Zirbenzweig vor, bestimmten die Gesamtassimilation beider Objekte (c) und anschließend die Assimilation des zweiten Zweiges allein (b). Diesen Versuch wiederholten wir mit verschieden großen Zweigen. Solange (c) gleich groß ist wie

(a + b), begrenzt der durch die Tätigkeit beider Zweige in der Luft verbleibende CO_2-Gehalt noch nicht die Assimilation.

Bei diesen Versuchen stellte sich heraus, daß auch bei unseren Objekten und dem CO_2-Gehalt der Luft in 2000 m Seehöhe eine Abnahme um $^1/_4$ des Normalgehaltes die Assimilation noch nicht erniedrigt. Fiel der Gehalt jedoch um 38%, so betrug die Assimilation nur mehr 88% (vgl. EGLE und SCHENK 1952). Es wurden daher für die Assimilationsversuche nur solche Pflanzen ausgesucht, welche auch

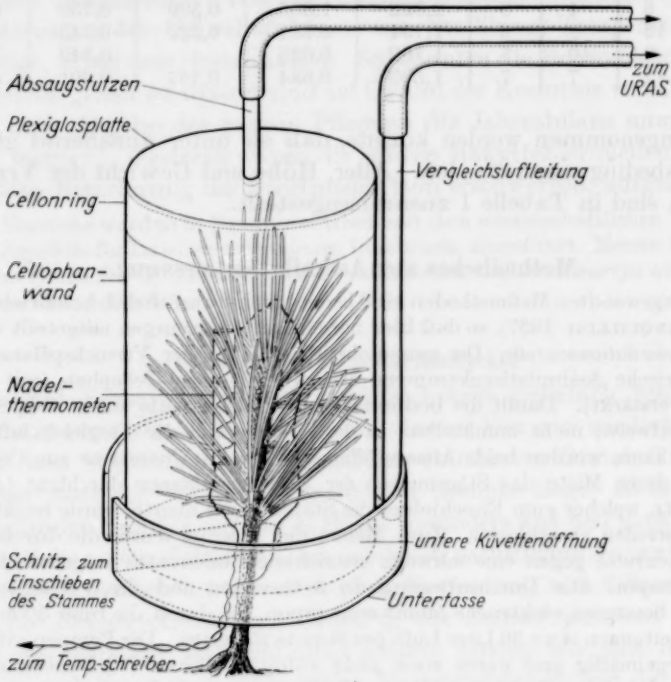


Abb. 1. Ansicht der Assimilationscuvette mit eingeschlossener Jungzirbe

bei stärkster Assimilation den CO_2-Gehalt der vorbeistreichenden Luft nicht unter den kritischen Grenzwert verringerten.

5. Der Wasserhaushalt in der Cuvette. Einige Klimafaktoren, die den Wasserhaushalt der Pflanze beeinflussen (Blattemperatur, Dampfdruck in den Blättern, CO_2-Gehalt, Luftfeuchte, Luftbewegung), werden in der Cuvette u. U. erheblich verändert. Es war daher anzunehmen, daß der Wasserhaushalt und damit auch die Assimilation von Pflanzen, die längere Zeit in Cuvetten eingeschlossen sind, von jenen freistehender Vergleichsobjekte abweicht[1].

Nachdem wir die einzelnen Wirkungen quantitativ nicht erfassen, daher die Gesamtwirkung nicht einmal abschätzen können, verglichen wir mehrmals im Laufe der Assimilationsversuche den Wassergehalt von freistehenden mit dem von Cuvettenpflanzen (Tabelle 2).

[1] BOSIAN (1959) hat als erster versucht, die Luftfeuchte in der Cuvette an die jeweils im Freien herrschende anzupassen.

Nach mehrwöchigem Einschluß in luftdurchströmte Cuvetten zeigten die Zirben im Juni bedeutend höheren Wassergehalt, im Juli hatten sie immer noch

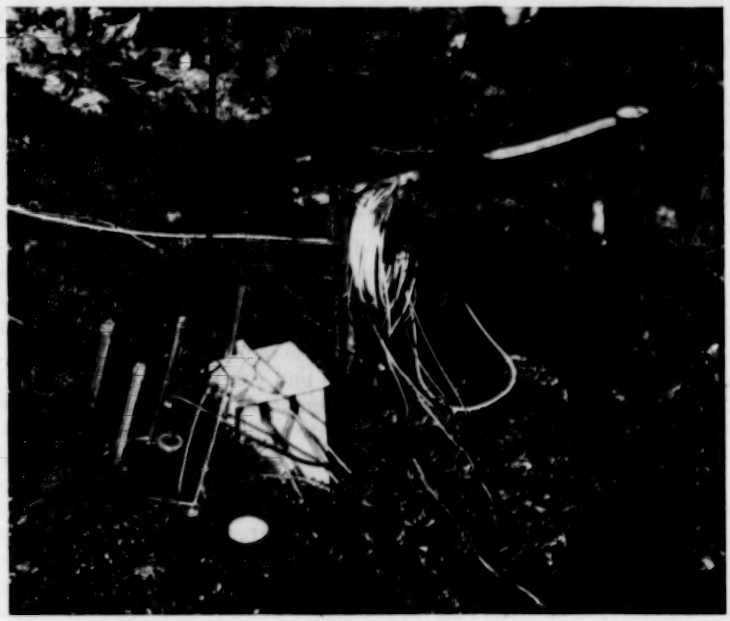


Abb. 2. Assimilationscuvette mit einer Versuchszirbe. Um die Cuvette befindet sich eine Kuppel aus Wärmeschutzgläsern. Rechts davor eine Selenphotozelle zur Registrierung des Lichtes. In dem weiß gestrichenen Kasten befinden sich die Silikagel-U-Röhren zur Trocknung der aus der Cuvette abgesaugten Luft

deutlich mehr, im September allerdings viel weniger Wasser als Vergleichszirben im Freien. So unterscheiden sich die Wassergehalte im Mittel aller Bestimmungen nur um 3% voneinander. Da jeweils nur einzelne Pflanzen untersucht wurden,

Tabelle 2

Datum	Dauer des Einschlusses in die Cuvette	Wassergehalt in % Trockengewicht		
		freistehende Pflanze		in der Cuvette
3. 7.	1 Monat		114	157
6. 8.	2 Wochen	früh	135	145
		abends . . .	141	146
20. 9.	3 Wochen	früh	179	163
		abends . . .	170	153
		Mittel	148	153

können die Unterschiede z. T. auch auf der individuellen Streuung beruhen (vgl. Hölzl 1955). Der Wassergehaltsunterschied im Juli hingegen dürfte für die Assimilation bedeutungsvoll sein: während freiexponierte Pflanzen in dieser Zeit wegen ihrer angespannten Wasserbilanz sicher zeitweise die Spalten verengen müssen,

dürften die Cuvettenzirben solche Einschränkungen nicht nötig haben und daher höhere Assimilationssummen erzielen.

6. Die Trocknung der Luft. Die aus den Cuvetten abgesaugte Luft gelangte durch Kunststoffschläuche zunächst in kleine U-Röhren, welche mit Silikagel gefüllt waren. Da sich CO_2 am Silikagel reversibel anlagert, werden kurzfristige Schwankungen des CO_2-Gehaltes gepuffert. Wir verglichen daher CO_2-Analysen von Luftproben, die einerseits über Silikagel, andererseits über $CaCl_2$, an welches sich CO_2 nicht anlagert, getrocknet wurden. Dabei zeigte sich, daß die in der Luft auftretenden CO_2-Konzentrationsschwankungen sowie die kurzfristigen Assimilationsänderungen der Pflanzen durch kleine Silikagelmengen (U-Rohr mit 30 cm^3 Inhalt) nicht verfälscht werden. Ein Versuch, die Luft laufend mit $CaCl_2$ zu trocknen, mißlang, weil es im feuchten Zustand verklebt und den Luftdurchtritt im U-Rohr behindert. An der laufenden Trocknung der Luft unmittelbar hinter der Cuvette wurde festgehalten, obwohl NUERNBERGK (1955) festgestellt hat, daß der in der Luft enthaltene Wasserdampf die CO_2-Anzeige des URAS kaum beeinflußt. Bei Dauerversuchen und bei Verwendung von langen Schläuchen, die im Freien starken Temperaturschwankungen ausgesetzt sind, würde sich jedoch Wasser in den Leitungen abscheiden, diese mit der Zeit verlegen und CO_2 absorbieren.

7. Die Prüfung der Dichtheit des Strömungssystems. Die getrocknete Luft wurde von den Pumpen angesaugt und über den automatischen Gasumschalter (6 Anschlüsse, Umschaltzeit 1 min) in den URAS befördert. An dessen Ausgang bestimmten wir mehrmals am Tage die Strömungsmenge mit einem Rotameter. Die Dichtheit und die Absorptionseigenschaften des Leitungsweges wurden auf zweierlei Weise geprüft: a) Ein Eichgas wurde zuerst direkt, dann über das Strömungssystem in den URAS eingeleitet. Waren die Leitungen dicht, so stimmten die beiden Meßwerte überein. Wurden 2 Eichgase im Wechsel eingeleitet, so ließ sich aus der Verzögerung, mit der die Änderung aufgezeichnet wurde, die Trägheit des Systems erkennen. Sie betrug in unserem Falle etwa 6 min. b) Ein Vergleich der Strömungsmenge am Anfang und am Ende des Leitungssystems zeigte, ob dieses absolut dicht war. Mit Hilfe dieser Prüfung konnten z. B. schadhafte Membranpumpen erkannt und ausgeschaltet werden.

8. Die Auswertung der Registrierungen. Die mit dem URAS gemessenen CO_2-Konzentrationen wurden sychron zum Gasumschalter von einem 6-Farbenschreiber aufgezeichnet. Die Registrierkurven des CO_2-Netto-Gaswechsels wurden mittels des Eichfaktors, der Strömungsmenge und des nach den Versuchen bestimmten Trockengewichtes der Nadeln der in die Cuvetten eingeschlossenen Pflanzen in *mg CO_2 pro g Nadeltrockengewicht* umgerechnet und jeweils 6 Meßpunkte zu einem *Stundenmittel*, diese zu Tagessummen usw. zusammengezogen. Unsere Werte können mit Hilfe folgender Faktoren auf das Nadelfrischgewicht bzw. auf die Nadeloberfläche umgerechnet werden:

$$\frac{\text{Assimilation}}{\text{Oberfläche}} = \frac{\text{Assimilation}}{\text{Trockengewicht}} \cdot 0{,}58$$

Entsprechend einer mittleren Oberfläche von 1,72 dm^2/g Trockengewicht;

$$\frac{\text{Assimilation}}{\text{Frischgewicht}} = \frac{\text{Assimilation}}{\text{Trockengewicht}} \cdot 0{,}4$$

Entsprechend einem mittleren Wassergehalt von 150% Trockengewicht.

Auch die Registrierungen der für die Assimilation und Atmung wichtigsten Umweltsfaktoren Strahlung und Nadeltemperatur (Methodik vgl. TRANQUILLINI 1957) wurden zu Stundenmittel zusammengefaßt.

Die Durchführung der Versuche

Eine Übersicht über die Meßwerte und die Niederschlagsverhältnisse der Versuchsperiode gibt Abb. 3. Die Versuche schlossen unmittelbar an die Winter-

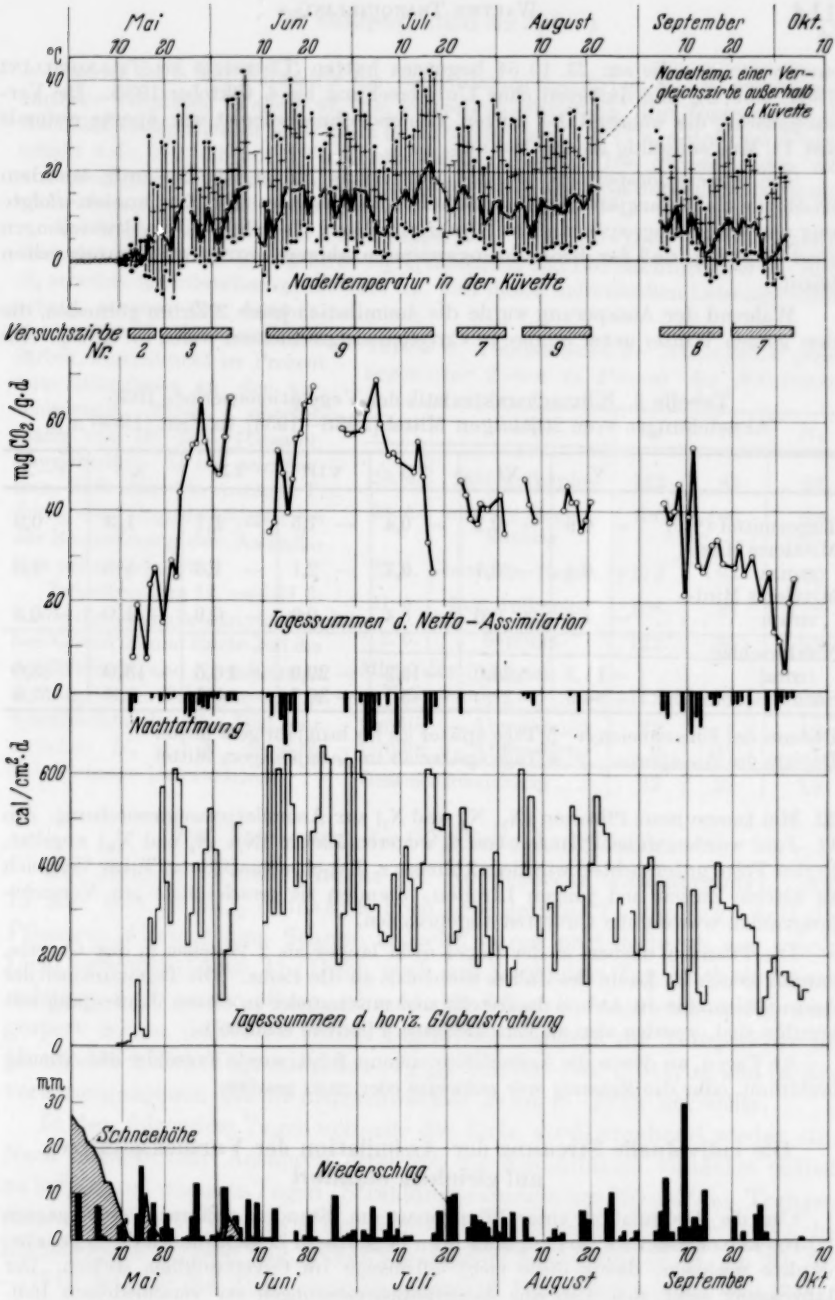


Abb. 3. Nadeltemperatur in der Cuvette (Tagesmittel, Maxima und Minima) und Nadeltemperaturmaxima frei stehender Vergleichspflanzen (horizontale Marken), Globalstrahlung, Niederschlag, Schneehöhe, Tagessummen der Netto-Assimilation und Nachtatmungssummen verschiedener Zirben auf der Station Obergurgl (2000 m) während der Vegetationsperiode 1955

messungen an, die am 23. 10. 54 begonnen hatten (Übersicht bei TRANQUILLINI 1957, Abb. 3), und dauerten ohne Unterbrechung bis 4. Oktober 1955. Die Versuchsfläche, die während des ganzen Winters schneebedeckt war, aperte erstmals am 13. Mai, endgültig am 20. Mai aus.

Die Vegetationsperiode (V—X) war etwas kühler, trüber und trotzdem trockener als im langjährigen Durchschnitt; das Ausapern und Einschneien erfolgte nur um wenige Tage später als im 20jährigen Mittel (Tabelle 3). Die Abweichungen sind so gering, daß der Beobachtungszeitraum als repräsentativer Sommer gelten kann.

Während der Ausaperung wurde die Assimilation jener 3 Zirben gemessen, die den ganzen Winter unter Schnee in Cuvetten eingeschlossen waren (u. a. N_2). Am

Tabelle 3. Klimacharakteristik der Vegetationsperiode 1955
(Abweichungen vom 20jährigen Mittel [1938—1958] in Vent [1900 m])

	V	VI	VII	VIII	IX	X	V—X
Tagesmittel (° C)	— 0,9	+ 0,2	— 0,4	— 1,5	— 1,1	— 1,3	— 0,9
Mittleres Maximum	+ 0,4	— 0,1	— 0,7	— 2,1	— 1,6	— 1,5	— 1,0
Mittleres Minimum	— 1,4	+ 0,6	+ 0,4	— 0,9	— 0,9	— 1,0	— 0,5
Niederschlag (mm)	—11,3	—24,0	—13,3	—29,9	+ 16,5	—13,0	—85,0
Sonnenschein (h)	+34,3	—21,0	—43,1	—30,7	— 0,1	+ 2,8	—57,8

Datum des Einschneiens: 5 Tage später als im langjährigen Mittel
Datum des Ausaperns: 4 Tage später als im langjährigen Mittel

20. Mai kamen neue Pflanzen (N_3, N_4 und N_5) zur Assimilationsuntersuchung. Am 11. Juni wurden diese Pflanzen von 3 weiteren Zirben (N_7, N_8 und N_9) abgelöst. In der Folge untersuchten wir diese 3 Zirben z. T. nebeneinander, z. T. im Vergleich zu älteren Zirben und jungen Lärchen. Standen sie gerade nicht am Versuchsprogramm, wurden die Cuvetten abgenommen.

Die Pflanzen blieben in der Regel nicht länger als 2 Wochen in der Cuvette, kamen jedoch im Laufe des Jahres mehrmals an die Reihe. Die Tagessummen der Assimilation, die in Abb. 3 dargestellt und miteinander zu einem Jahresgang verbunden sind, wurden also an verschiedenen Pflanzen ermittelt.

An Tagen, an denen die Assimilationssumme fehlt, wurde entweder die Atmung bestimmt, oder die Messung war zeitweise oder ganz gestört.

Die individuelle Streuung der Assimilation der Versuchspflanzen auf gleichem Standort

Um die Assimilation einer Pflanzenart am Standort während eines ganzen Jahres untersuchen zu können, muß man in gewissen Zeitabständen die Versuchsobjekte wechseln, damit diese nicht allzulange im Cuvettenklima stehen. Der Jahresgang setzt sich also aus Assimilationsmessungen an verschiedenen Individuen zusammen.

Um beurteilen zu können, wieweit sich die Assimilation unserer 6 Versuchsobjekte unterscheidet, wurde sie zeitweise an 3 oder 2 Pflanzen gleichzeitig bestimmt.

Bereits Ende Mai haben wir die Tagessummen der Zirben N_3, N_4 und N_5 miteinander verglichen (Tabelle 4). Sie schwanken sehr stark. Die Tagessumme der Assimilation irgendeiner Zirbe kann bis 22% über und bis 17% unter dem Durchschnitt sein (der nur auf 3 Vergleichsobjekten beruht). Die Abweichungen sind unabhängig vom Wetter; die Assimilation streut am wolkenlosen 24. 5. ebenso stark wie am völlig bedeckten 2. 6.

Im Mittel der 5tägigen Vergleichsperiode weist die Zirbe N_3 die stärkste Assimilation auf (112%), die Zirbe N_5 repräsentiert den Durchschnitt, und die Zirbe N_4 arbeitet unterdurchschnittlich (89%). Um diesen individuellen Leistungsdurchschnitt streuen die Assimilationssummen der einzelnen Zirben, ausgedrückt in Prozent vom Mittelwert an den verschiedenen Tagen, unregelmäßig von 19—23% (Gesamtabweichung). Es ist anzunehmen, daß diese Streuung z. T. durch den *Gesamtmeßfehler* bei der Bestimmung der Assimilation verursacht wird.

Zwischen dem 12. und 21. 6. wurde die Assimilation der Zirben N_7 und N_9 und Ende Juli die der Zirben N_7 und N_8 miteinander verglichen. Es zeigte sich im wesentlichen dasselbe Bild, nur zwischen N_7 und N_8 ergaben sich kleinere Unterschiede.

Tabelle 4. *Tagessummen der Assimilation gleich exponierter Zirben in Prozent des Mittelwertes*

Datum	Wetter	N_3	N_4	N_5
24. 5.	fast wolkenlos	122	83	95
28. 5.	starker Regen, dunstig	100	106	94
29. 5.	bewölkt, Regen	112	88	99
31. 5.	fast wolkenlos	104	84	112
2. 6.	bewölkt	122	84	93
Mittel der 5tägigen Meßperiode		112	89	99
Größte +-Abweichung		22	6	12
Größte —-Abweichung		0	17	7
Gesamtabweichung . .		22	23	19

Der Jahresgang der CO_2-Netto-Assimilation

Die Zeit des Verschwindens der Schneedecke (Ausaperung). Am 13. Mai war die CO_2-Aufnahme noch sehr gering (7 mg/g/Tag), weil die Pflanzen teilweise von Schnee bedeckt waren und dadurch nur wenig Licht erhielten (Abb. 4). Doch auch am folgenden Tag blieb die Assimilation noch unter 20 mg, obwohl die Pflanzen nun vollständig ausgeapert waren, daher im vollen Tageslicht standen, die Temperatur im Mittel der hellen Tagesstunden (T_{5-19}) bereits + 5° C betrug und in der vorhergegangenen Nacht nur schwacher Frost (— 1° C) herrschte.

In den folgenden Tagen schneite die Zirbe vorübergehend wieder ein. Nach neuerlichem Ausapern erreichte die Assimilation zunächst selbst an hellen und warmen Tagen (Strahlungssummen um 250 cal/Tag, Temperaturmittel 5—19 Uhr zwischen 6 und 11° C) auch nach frostfreier Nacht höchstens 30 mg pro Tag. Nach schärferem Nachtfrost (z. B. am 20. 5.: — 7° C) leistete die Zirbe erwartungsgemäß besonders wenig, weil Frost im Frühjahr wie im Herbst die Assimilation nachhaltig hemmt (Abb. 4).

Erwärmungsperiode. In der nachfolgenden Schönwetterperiode vom 23.—25. Mai erwärmten sich die Pflanzen in der Cuvette erstmalig auf Temperaturen über 30° C, Tagesmittel (5—19 Uhr) über 15° C. Bereits

am 23. 5. war die Assimilation stärker, als es nach dem strengen Nachtfrost von —8° C zu erwarten gewesen wäre (Abb. 4). Die zunehmende Erwärmung in den beiden folgenden Tagen ließ die Tagessummen unvermittelt auf über 50 mg (rund doppelt so viel wie in der vorhergehenden Periode) ansteigen.

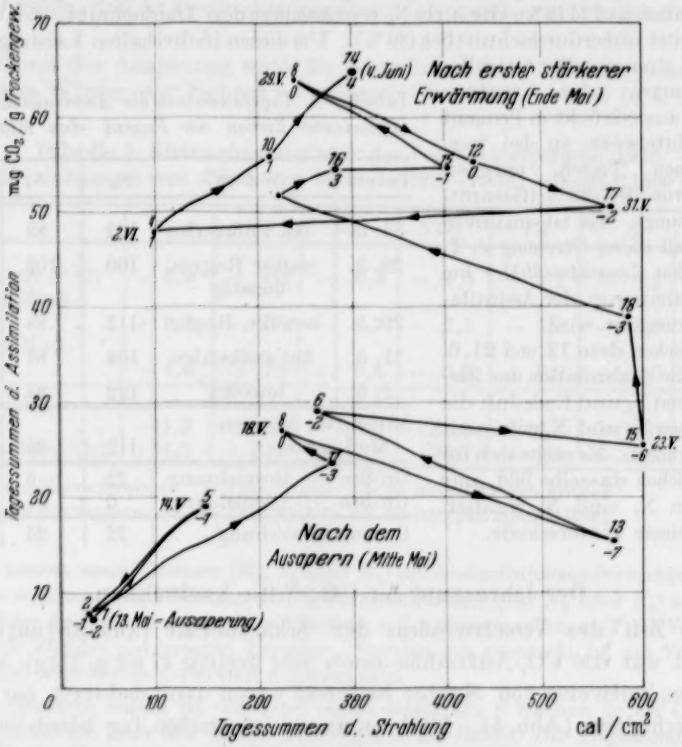


Abb. 4. Einfluß der ersten starken Erwärmung auf die Photosynthese. Assimilationsüberschuß während der hellen Tagesstunden vom 13. 5. (Ausaperung) bis 4. 6. als Funktion der Tagessumme der Strahlung. Die Meßwerte wurden entsprechend der zeitlichen Reihenfolge miteinander verbunden. Die über den Punkten stehende Zahl gibt das Nadel-Temperaturmittel der hellen Tagesstunden (5—19 Uhr), die darunter stehende Zahl das Temperaturminimum in der vorhergehenden Nacht an

Die Wärme ist nicht unmittelbare Ursache dieser hohen Leistung; nach der Wärmeperiode kamen wieder kühle Tage (29. 5., 2. 6.), deren Klima fast vollständig mit dem einiger Tage aus der Ausaperungsperiode übereinstimmte (18. 5., 14. 5.). Trotzdem blieb die Assimilation äußerst lebhaft, sie stieg sogar noch weiter an (Tabelle 5).

Auch das Nachlassen der Nachtfröste in der Erwärmungsperiode kann nicht allein Ursache dieser Zunahme der Assimilation sein; es gibt in beiden Perioden Nächte mit und solche ohne Frost.

Die starke Erwärmung scheint vielmehr den Assimilationsapparat so zu verändern, daß er leistungsfähiger wird.

Ist dies einmal geschehen, so wird die Assimilation von den Temperatur- und Lichtunterschieden der einzelnen Tage dieser Periode überraschend wenig beeinflußt: Optimaler CO_2-Gewinn wird an wechselnd bis total bewölkten Tagen bei rund $^1/_3$ des vollen Tageslichtes erzielt. Das Temperaturoptimum (T_{5-19}) reicht von 8—14° C. Schwächeres Licht (unter 240 cal) und niedrigere Temperatur (2. 6.) sowie Starklicht und hohe Temperatur (31. 5.) bringen geringere Leistungen (Abb. 4).

Tabelle 5. *Vergleich von Klima und Assimilation an je einem Tag vor und nach der ersten stärkeren Erwärmung der Pflanzen*

	18. 5.	29. 5.
Strahlung	227	242
Bewölkung	völlig bedeckt	völlig bedeckt
Niederschlag	8 mm	6 mm
Temperatur:		
Tagesmittel 24 Std	4,3°	4,2°
Tagesmittel 5—19 Uhr	8,1°	7,7°
Maximum	17°	16°
Minimum	0°	0°
Assimilation, Tagessumme	27,10	64,05

Hochleistungsperiode. In der Zeit von Mitte bis Ende Juni bleibt die Assimilation äußerst intensiv. Es kommt zu Spitzenleistungen von über 8 mg/g/Std, bzw. von nahezu 70 mg/g/Tag. Diese hohen Tagesgewinne, die selbst in der Niederung unter den Coniferen nur von der Lärche übertroffen werden dürften (Polster 1950), kommen nicht nur dank des hohen Assimilationsvermögens der Zirbe, sondern auch infolge der Länge der täglichen Lichtperiode zustande. Zu dieser Jahreszeit können die Pflanzen täglich über 14 Std lang ununterbrochen assimilieren. *Die Tageskurven der Assimilation sind meist eingipfelig (keine Mittagsdelle!). Das Maximum ist meist sehr breit und kann bis zu 8 Std lang ununterbrochen anhalten.* Von „Ermüdung" um die Mittagszeit war unter unseren Versuchsbedingungen bei unserem Objekt nichts zu merken.

Das Licht- und Temperaturoptimum der Tagesleistung erstreckt sich von 230—480 cal und von 13—22° Tagesmittel (5—19 Uhr). Erst wenn es noch wärmer und sonniger ist, lassen die Leistungen etwas nach (14. und 29. 6.). Lichtmangel gab es in dieser Jahreszeit nicht.

Es könnte sein, daß innerhalb des breiten Licht- und Temperatur-Optimumbereiches feinere Abstufungen der Tagesleistung wegen des relativ großen Meßfehlers der Assimilationsbestimmungen (vgl. S. 115) nicht erfaßt werden konnten. Außerhalb der Fehlergrenze liegen aber Depressionen der CO_2-Aufnahme infolge extremer klimatischer Bedingungen. So sank die Assimilation nach einem *Kälterückschlag* um den 12. 6. (die Nadeltemperatur fiel in der Nacht bis auf —7° C!) auf die Hälfte des vorher erzielten Betrages und blieb auch am nachfolgenden

Tag mit milden Temperaturen noch stark gehemmt. Erst am 3. Tag war das Ausgangsniveau wieder erreicht. *Die rasche Wiederherstellung der vollen Aktivität unterscheidet die Wirkung von Frösten am Beginn von der am Ende der Vegetationsperiode.* Im Herbst erholt sich die Assimilation nach starkem Frost nicht mehr (TRANQUILLINI 1957), weil in dieser Zeit entweder die zur Aktivierung des Photosyntheseapparates notwendige Wärme fehlt oder die innere Bereitschaft zur Regeneration nicht mehr besteht (Jahresrhythmik).

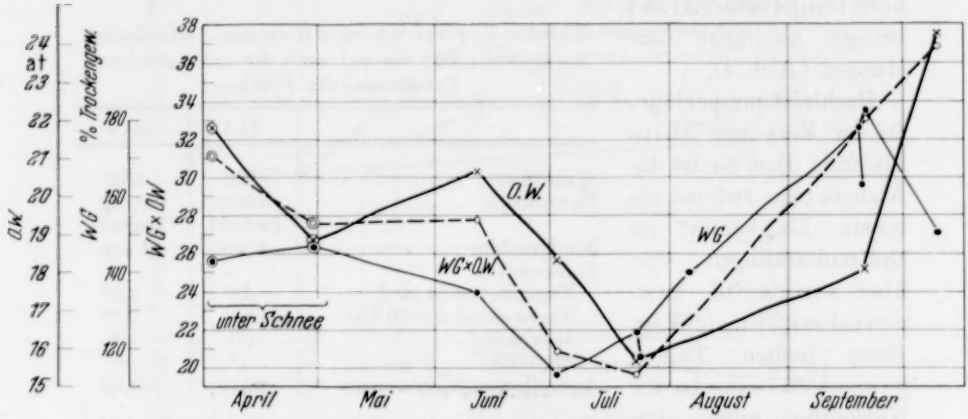


Abb. 5. Veränderungen von osmotischem Wert (*OW*), Wassergehalt (*WG*) und dem Produkt aus beiden (*WG* × *OW*) von Jungzirben während der Vegetationsperiode 1955

Auch in einer kurzen *Trockenperiode* vom 14.—16. 6. wurde die Assimilation energisch eingeschränkt, so daß am warmen sonnigen 16. 6. nicht einmal 40 mg CO_2 aufgenommen wurden. Kontrollen des osmotischen Wertes und des Wassergehaltes der Nadeln vergleichbarer Versuchsobjekt ergaben, daß die Jungzirben selbst am Nordhang, der von den Sonnenstrahlen auch im Sommer nur gestreift wird, während des Juni beträchtliche Wassermengen verlieren und Anfang Juli das Jahresminimum des Wassergehaltes (114%) erreichen (Abb. 5). Daher reagieren die Jungzirben auf jede weitere Erschwerung der Wasserversorgung infolge Austrocknung des Bodens mit zeitweiligem Spaltenverschluß. Dies läßt vermuten, daß die Assimilation von Jungpflanzen, die auf süd- und westexponiertem Gelände stehen, in dieser Jahreszeit vom Wasserhaushalt des Standortes entscheidend beeinflußt wird.

Auch in der Zeit von Anfang bis Mitte Juli bleibt die Assimilation zunächst noch hochaktiv (Abb. 6). Die *größte Tagesausbeute des ganzen Jahres* (69 mg/g/Tag) wurde am 5. 7. bei wechselnd wolkigem, eher trüben und kühlen Wetter erzielt (312 cal, T_{5-19} 12,6°, T_{max} 25°, T_{min} 2°). Dies beweist, *daß auch im Hochsommer die Assimilation am besten bei mäßigem Licht und niedriger Temperatur abläuft.* Eine Anpassung an die

im Hochsommer mögliche höhere Einstrahlung und Temperatur zeigt sich in Form des *immer breiter werdenden Strahlungs- und Temperatur-Optimumbereiches:* Die Tagesausbeute fällt weder am außerordentlich warmen und sonnigen 2. 7. (586 cal, T_{5-19} 23,6°, T_{max} 37°, T_{min} 4°) noch am stark bewölkten und auffallend kühlen 6. 7. (246 cal, T_{5-19} 9,3°, T_{max} 20°, T_{min} 2°) unter den Durchschnitt.

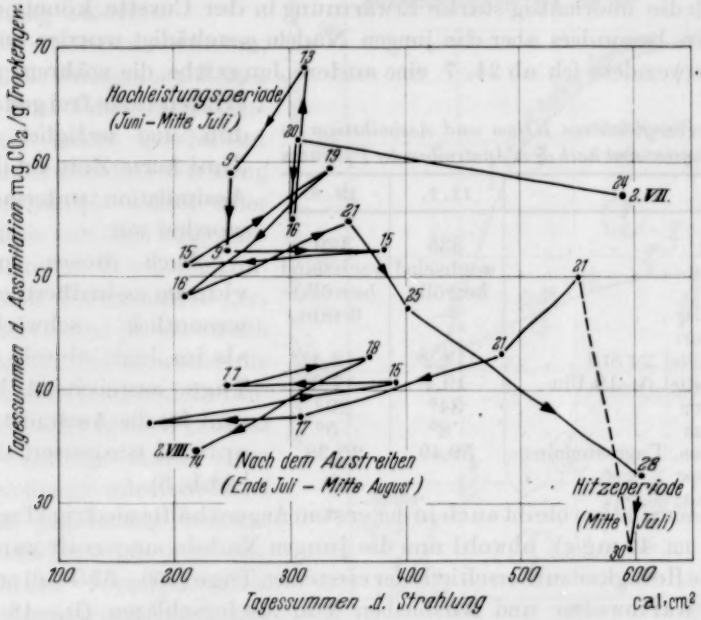


Abb. 6. Leistungsverminderung nach dem Austreiben der Pflanzen und nach der Hitzeperiode Mitte Juli. Assimilationsüberschuß während der hellen Tagesstunden vom 2. 7. bis 2. 8. als Funktion der Tagessumme der Strahlung.
Weitere Erläuterungen der Figur s. Abb. 4

Periode verringerter Aktivität nach dem Austreiben. In der Zeit vom 1.—23. 7. trieb die Zirbe N_9 in der Cuvette aus. Da die neugebildeten Nadeln zunächst mehr atmen als assimilieren (CLARK 1956, PISEK und WINKLER 1958), fällt die Gesamtausbeute der Pflanze vorübergehend ab. Der starke Rückgang der Tagesleistungen vom 15.—19. 7. bis auf 26 mg ist aber auch auf die in diesen Tagen zunehmende Trockenheit und auf die für Hochlagen ungewöhnlich starke Erwärmung zurückzuführen: Die Nadeltemperatur stieg bei freiexponierten Pflanzen bis auf 35°, in der Cuvette bis auf 42° und erreichte selbst im Mittel der hellen Stunden 30° C!

Tagesmittel über 25° beeinträchtigen trotz des breiten Temperaturoptimums der Assimilationstagessumme (wegen der in diesem Temperaturbereich rasch steigenden Atmung) die CO_2-Ausbeute (Abb. 6). Doch

blieb die Netto-Assimilation selbst in der heißesten Stunde dieser Periode (38,4° Stundenmittel) positiv. Die obere Grenze des Temperaturbereiches, innerhalb dessen Jungzirben positiv assimilieren, die bisher mit 35° C angegeben wurde (TRANQUILLINI 1955), lag im Hochsommer bei etwa 40° C, somit weit über der Höchsttemperatur, die freiexponierte Zirbennadeln am Standort je erreichten (Abb. 3).

Durch die übermäßig starke Erwärmung in der Cuvette könnte das Bäumchen, besonders aber die jungen Nadeln geschädigt worden sein[1]. Daher verwendete ich ab 24. 7. eine andere Jungzirbe, die während der Hitzeperiode frei gestanden und lediglich im Juni kurze Zeit auf ihre Assimilation untersucht worden war.

Tabelle 6. *Vergleich von Klima und Assimilation an je einem Tag vor und nach dem Austreiben der Pflanzen*

	11. 7.	19. 8.
Strahlung	335	329
Bewölkung	wechselnd bewölkt	wechselnd bewölkt
Niederschlag	—	6 mm
Temperatur:		
Tagesmittel 24 Std	14,2°	13,4°
Tagesmittel 5—19 Uhr	19,4°	17,3°
Maximum	34°	29°
Minimum	8°	5°
Assimilation, Tagessumme	59,49	35,38

Auch dieses Individuum assimiliert jetzt wesentlich schwächer als im Juni, obwohl die Tage ausreichend hell und für die Assimilation optimal temperiert sind (Abb. 6).

Die Assimilation bleibt auch in der ersten Augusthälfte niedrig (Tagessummen um 40 mg/g), obwohl nun die jungen Nadeln ausgereift waren. Weder die Helligkeitsunterschiede der einzelnen Tage (150—550 cal) noch längeres Warmwetter und Ausbleiben von Niederschlägen (9.—18. 8.) hatten meßbaren Einfluß auf die Tagessummen der Assimilation (Abb. 3). Sie blieben, beinahe unabhängig von den Witterungsunterschieden, auf gleicher Höhe.

Am 2. 8. gegen 14 Uhr lagen schwere Gewitterwolken über der Station. Es war so finster, daß die Assimilation um 15 Uhr das einzige Mal während der ganzen Vegetationsperiode für kurze Zeit in CO_2-Ausscheidung überging! Durch die extrem dichten Wolken wurde das Licht auf 2500 Lux geschwächt, das sind rund 2% des um diese Jahreszeit an klaren Tagen gemessenen Höchstwertes.

Die anhaltend verminderte Leistung nach dem Austreiben wird weder vom gleichzeitigen Licht- und Temperaturklima (Tabelle 6) noch vom Wasserhaushalt (Abb. 5) unmittelbar hervorgerufen. Auch Änderungen des Chlorophyllgehaltes der Nadeln kommen als Ursache nicht in Betracht, weil er während des Sommers kaum schwankt.

Relativer Chlorophyllgehalt (Mittel von den letzten 3 Nadeljahrgängen): 22. 5. 76,5%; 3. 7. 79,9%; 8. 9. 74,1%; 9. 10. 71,4%.

[1] Die Hitzeresistenz liegt im allgemeinen über 45° C (HUBER 1935, LEVITT 1956, TRANQUILLINI 1955), doch sind Stoffwechselstörungen schon bei tieferen Temperaturen möglich.

Die hier gefundene Leistungsdelle steht auch im Gegensatz zum Jahresgang des Assimilationsvermögens älterer Fichten- und Zirbenbäume der Waldgrenze, das nach PISEK und WINKLER (1958) im August die vorübergehende Depression, welche durch die negative Bilanz der neuen Nadeln entstand, überwunden hat und der Jahreshöchstleistung zustrebt.

Wir können vermuten, daß die Jungzirben durch die Mitte Juli aufgetretene Hitze leicht geschädigt wurden und diese Wirkung noch immer anhält oder daß sie von den lange anhaltenden Höchstleistungen im Frühsommer „ermüdet" sind. Es wäre auch möglich, daß entweder die neugebildeten Nadeln länger inaktiv bleiben[1], zumal sie anfangs dichter am Sproßangeordnet sind und sich gegenseitig stärker beschatten, als die Nadeln der vorhergehenden Jahrgänge (vgl. BORMANN 1958) oder die Leistung der alten Nadeln nach dem Austreiben der jungen stark abnimmt. Es könnte sich auch um eine jahresrhythmische Aktivitätsverminderung handeln, wie sie bei Weidenstecklingen im Hochsommer nachgewiesen wurde, die sich in dieser Zeit nicht oder nur schlecht bewurzeln (RASCHENDORFER 1953, SCHIECHTL 1958).

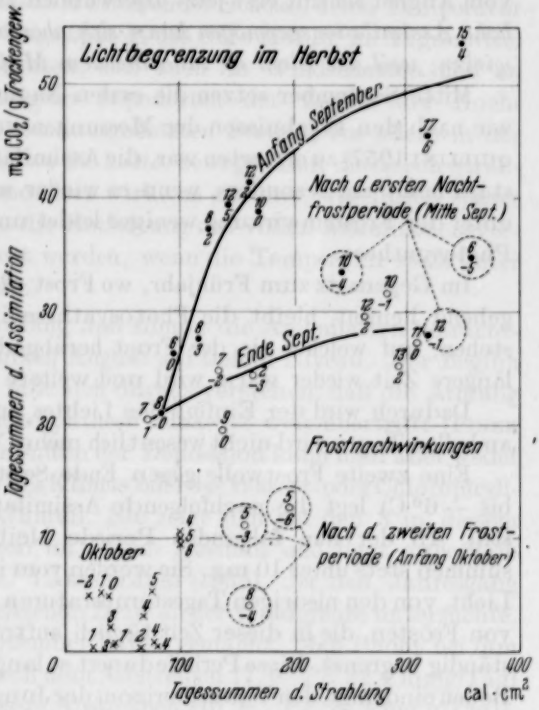


Abb. 7. Frostnachwirkung auf die Photosynthese und ihre Begrenzung durch das Licht im Herbst. Assimilationsüberschuß während der hellen Tagesstunden von Anfang September bis Ende Oktober als Funktion der Tagessumme der Strahlung. Ausgefüllte Kreise: Meßwerte von Anfang bis Mitte September. Leere Kreise: Meßwerte nach erstem Nachtfrost bis Anfang Oktober. Kreuze: Meßwerte nach zweiter Frostperiode bis Ende Oktober

Die Assimilationsabnahme im Herbst

Von Anfang September an begrenzt das Licht die Assimilationstagesleistung beinahe täglich. Die höchste CO_2-Ausbeute wird am hellsten Tag dieser Periode (12. 9., 343 cal), die geringste am dunkelsten Tag (10. 9.,

[1] Nach CLARK (1956) erreichen die neugebildeten Nadeln der Balsam Fir, *Abies fraseri* (POIR) erst Ende September das maximale Assimilationsvermögen.

82 cal) erzielt (Abb. 7). An den meisten Tagen ist das Licht zu schwach, vor allem aber die helle Tageszeit zu kurz für optimalen Stofferwerb.

Die Assimilationssumme des hellsten Tages (54 mg) kommt wieder nahe an die vor dem Austreiben erzielte heran. Die breite Leistungsdelle vom August scheint erst jetzt überwunden zu sein. *Das wiedergewonnene hohe Assimilationsvermögen kann sich aber am Standort nicht mehr auswirken, weil das Licht in zunehmendem Maße die Assimilation begrenzt.*

Mitte September setzen die ersten Nachtfröste (bis —5° C) ein, die, wie nach den Ergebnissen der Messungen vom Spätherbst 1954 (TRANQUILLINI 1957) zu erwarten war, die Assimilation der nachfolgenden Tage stark hemmen, besonders, wenn es wieder warm wird, weil die Atmung unter der Frosteinwirkung weniger leidet und sich rascher erholt als die Photosynthese.

Im Gegensatz zum Frühjahr, wo Frost die Assimilation nur vorübergehend hemmt, bleibt die Photosynthese im Herbst auf dem Niveau stehen, auf welches sie der Frost herabgedrückt hatte, auch wenn es längere Zeit wieder warm wird und weitere Fröste ausbleiben (Abb. 7).

Dadurch wird der Einfluß des Lichtes auf die Assimilation geringer; an hellen Tagen wird nicht wesentlich mehr CO_2 gebunden als an dunklen.

Eine zweite Frostwelle gegen Ende September (Nachttemperaturen bis —6° C) legt die nachfolgende Assimilation vorübergehend nahezu still. In der nun folgenden Periode bleiben die Assimilationstagessummen stets unter 10 mg. Sie werden vom immer schwächer werdenden Licht, von den niedrigen Tagestemperaturen und durch die Nachwirkung von Frösten, die in dieser Zeit täglich auftreten und bis —10° C gehen, ständig begrenzt. Diese Periode dauert so lange, bis der Frost tiefer in den Boden eindringt, den Wurzelhorizont der Jungpflanzen erreicht und damit diese zwingt, den Stofferwerb völlig einzustellen (TRANQUILLINI 1957).

Besprechung der Ergebnisse

Sobald die Zirben im Mai aus dem Schnee herauskommen, beginnen sie sofort zu assimilieren, weil sich die Umstellung vom Winter- auf den Sommerzustand bereits unter der Schneedecke vollzieht (CARTELLIERI 1935, TRANQUILLINI 1957). Diese Umstellung dürfte bereits im März oder April erfolgen. Je länger also die Pflanzen mit Schnee bedeckt bleiben, desto kürzer ist für sie die Zeit für ausgiebigen Stofferwerb, weil bereits unter einer niedrigen Schneedecke die Assimilation unter Lichtmangel leidet.

Maximaler Stoffgewinn ist erst nach stärkerer Erwärmung der Pflanzen und Ausbleiben von Nachtfrost (Minimum nicht unter —3° C) möglich. Dies entspricht den bisherigen wenigen Erfahrungen und Messungen, die WALTER (1951, S. 53ff.) zusammengestellt hat. Danach müssen zum Erwachen der Pflanzen im Frühjahr, zum Ergrünen und

Blühen bestimmte Temperaturschwellenwerte überschritten bzw. bestimmte Wärmesummen erreicht werden. Die Überwärmung in der Cuvette, die im Mai besonders hoch war (starke Einstrahlung, niedrige Lufttemperatur), dürfte die Assimilation der eingeschlossenen Pflanzen schneller aktiviert haben als die freistehender Stücke, deren Temperatur erst am 5. Juni, also um 12 Tage später, das erste Mal 10° im Tagesmittel überschritt. Dies läßt vermuten, daß auch im Windschatten und an anderen thermisch begünstigten Standorten der Beginn der Hochleistungsperiode früher, an windausgesetzten Stellen, vor allem in der höher gelegenen Kampfzone, wo die kalte, bewegte Luft die durch Strahlung absorbierte Wärme besonders wirksam abführt, wesentlich später eintritt. Im Extrem könnte die Entfaltung des vollen Assimilationsvermögens überhaupt verhindert werden, wenn die Temperatur stets unter dem Schwellenwert verbleibt.

Nach dem Austreiben Anfang Juli nimmt die Assimilation beträchtlich ab und verharrt den ganzen August auf tiefem Niveau. Der Beginn der Produktionsminderung läßt sich daraus verstehen, daß die Atmung der jungen Nadeln ihre Photosynthese zunächst weit übertrifft (Pisek und Winkler 1958). Das Anhalten der Depression kann man aber weder darauf noch auf Änderungen des Klimas oder des Wasser- oder Chlorophyllgehaltes der Nadeln zurückführen. Sie zeigt sich bei den 3 in diesem Zeitraum geprüften Pflanzen im selben Ausmaß und liegt außerhalb der Streuung der Meßwerte. Cartellieri (1935), der den Jahresgang der Assimilation einer erwachsenen Zirbe an der Waldgrenze untersuchte, hat leider von Juni bis September Pause gemacht. Man findet bei ihm nur, daß die Assimilation nach dem Austreiben (7. 9. $T\Sigma$ 22,4 mg/g/Tag) etwas höher war als vor dem Austreiben (10. 6., $T\Sigma$ 20,4 mg/g/Tag)[1].

[1] Beim Vergleich mit Cartellieris Werten fällt auf, daß unsere Jungpflanzen stets bedeutend stärker assimilierten als der erwachsene Zirbenbaum; im Juni etwa 3mal, im September doppelt so stark. Wir haben daher in der Nähe der Versuchsfläche die Assimilation eines etwa 2 m hohen Baumes untersucht und gefunden, daß seine Nadeln im September auch nur etwa halb so stark assimilierten wie die der Jungpflanzen.

Assimilation mg/g	9. 9.		12. 9.	
	Maximum	Tagessumme	Maximum	Tagessumme
2 m hoher Baum .	3,3	26,8	3,8	32,9
Jungpflanzen . .	5,3	45,5	6,5	53,7

Auch nach Polster (1955) assimilieren erwachsene Fichten und Kiefern deutlich schwächer als 7jährige Bäumchen derselben Art (S. 707). Wir wissen ferner, daß die Frosthärte der Nadeln alter Zirbenbäume bedeutend größer ist als die junger Pflanzen der gleichen Art (Tranquillini 1958).

Die genaue Ursache der spätsommerlichen Leistungsdelle kennen wir nicht (vgl. S. 121). *Sie bewirkt auf jeden Fall eine empfindliche Verminderung der Jahresproduktion.* Pflanzen, die spät ausapern oder aus anderen klimatischen Gründen längere Zeit im Winterzustand verharren, können, nachdem sich erfahrungsgemäß das Austreiben auch bei spätem Ausapern nicht wesentlich verzögert, nur sehr kurz mit voller Stärke assimilieren. *Sie verlieren die produktivste Zeit der Vegetationsperiode.* Ihre Jahresproduktion bleibt weiter hinter der zurück, die man allein schon auf Grund der verkürzten Vegetationszeit erwarten hätte können.

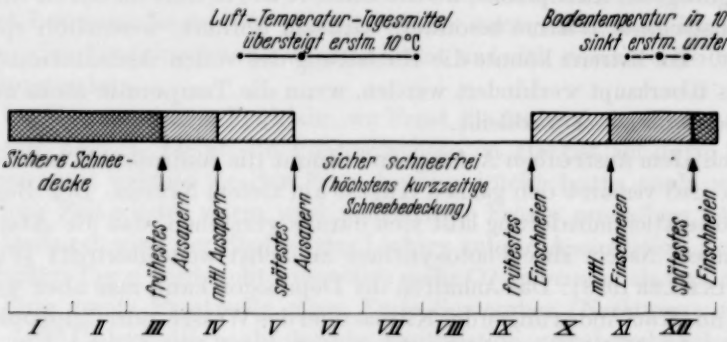

Luft-Temperatur-Tagesmittel übersteigt erstm. 10 °C
Bodentemperatur in 10 cm Tiefe sinkt erstm. unter 0 °C
Sichere Schneedecke
frühestes Ausapern
mittl. Ausapern
spätestes Ausapern
sicher schneefrei (höchstens kurzzeitige Schneebedeckung)
frühestes Einschneien
mittl. Einschneien
spätestes Einschneien
I II III IV V VI VII VIII IX X XI XII

Abb. 8. Schneebedeckung und Vegetationsperiode nach Aufzeichnungen der Meteorologischen Station Vent (Ötztal, 1900 m) während der Beobachtungsperiode 1938—1958. Die zur vollen Entfaltung der Assimilation notwendige Erwärmung der Luft (Tagesmittel über 10° C ansteigend) tritt im Durchschnitt erst nach der Ausaperung des Geländes ein; das Ende der Vegetationsperiode ist in der Regel nicht durch den Bodenfrost, sondern durch die Schneebedeckung gegeben

Während die Frühjahrswärme rasch zu assimilatorischen Höchstleistungen führt, zwingt im Herbst der Frost die Pflanzen wieder in die Winterruhe. *Der Rhythmus zwischen sommerlicher Aktivität und winterlichem Ruhezustand, der unseren Pflanzen innewohnt, wird durch den Jahresgang der Temperatur ausgelöst.* Die Länge der assimilationsproduktiven Periode kann hiemit als Zeitraum zwischen der ersten stärkeren Erwärmung (Blattemperaturtagesmittel $> 10^0$ C) und dem Gefrieren des Bodens im Wurzelhorizont definiert werden. Andererseits können Jungpflanzen nur die schneefreie Jahreszeit zum Stoffgewinn nützen. Es ergibt sich die Frage, wie diese beiden Zeiträume im Bereich der Waldgrenze im Durchschnitt zeitlich zueinander liegen. Wir haben daher die langjährigen (1938—1958) Messungen und Beobachtungen der im benachbarten Ventertal gelegenen Klimastation (1900 m) diesbezüglich ausgewertet (Abb. 8)[1].

[1] Die Angaben der Schneebedeckungsdauer sind nicht unmittelbar auf unseren Versuchsstandort zu übertragen, weil sie rund 200 m tiefer liegt und am Talboden errichtet ist.

Im Durchschnitt löst sich die Schneedecke am 14. 4., frühestens am 17. 3., spätestens am 26. 5. auf. Die Temperaturschwelle für die Aktivierung der Assimilation wird im Mittel erstmalig am 29. 5. überschritten (28. 4.—26. 7.). *Wenn es für volle Assimilation genügend warm wird, ist also das Gelände längst schneefrei.* Im Durchschnitt apert es bereits $1^1/_2$ Monate früher aus! Die Jungzirben können in dieser Periode wohl assimilieren, doch bleibt der Stoffgewinn wahrscheinlich gering. Bleibt der Schnee hingegen über den 29. 5. hinaus liegen (Geländeeffekt), so erleidet die Jahresproduktion der darunter befindlichen Pflanzen sicher sehr starke Einbußen.

Anders ist es beim Einschneien, das im Durchschnitt am 6. 11., im Extrem am 28. 9. bzw. am 20. 12. erfolgt, wogegen der Boden im Wurzelhorizont nach 4jährigen Messungen der Bodentemperatur in Obergurgl (Aulitzky 1959) im Mittel erst am 5. 12. (16. 11. bis 17. 12.) gefriert. Zu diesem Zeitpunkt sind die Jungpflanzen am selben Standort im Durchschnitt bereits längst von Schnee bedeckt[1]. Das Ende der Jahresproduktion wird also in der Regel durch das Einschneien, vor allem wenn der Schnee frühzeitig fällt, und nicht durch den Bodenfrost bestimmt. Für die Jahresproduktion bedeutet jedoch diese Vorverlegung des Vegetationsabschlusses wenig, weil die Assimilation bereits während des September stark abfällt und durch Kälte schon vor dem Einschneien immer wieder nahezu stillgelegt wird, so daß die Pflanzen auf schneearmen Standorten bzw. in Jahren, in denen es sehr spät einschneit, daraus wenig Nutzen ziehen können.

Über die Höhe der Jahressumme der Assimilation entscheidet aber nicht nur die Länge der Assimilationsperiode, sondern auch die klimatischen Extreme im Sommer. Bereits auf unserem Standort, der für die Verjüngung der Zirbe optimale Bedingungen aufweist, und in einem klimatisch nahezu normalen Jahr (Tabelle 3) mußte die Assimilation verhältnismäßig oft und stark eingeschränkt werden. Tabelle 7 gibt eine Übersicht, an wieviel Meßtagen der Versuchsperiode die Assimilation mindestens um $^1/_4$ des in der jeweiligen Periode optimal möglichen Betrages herabgesetzt war und welcher Klimafaktor dafür verantwortlich war.

Im Frühjahr sind Frosthemmungen sowie späte Schneefälle charakteristisch. Letztere können den Zirben vorübergehend so viel Licht nehmen, daß die Assimilation zurückgeht. Auch im Sommer kann noch Frost auftreten und die Assimilation hemmen; häufiger reduzieren aber jetzt die Hitze und die Trockenheit selbst am Nordhang und im relativ

[1] Der Zeitpunkt des Einschneiens ist in Vent und in Obergurgl im Durchschnitt annähernd derselbe.

Tabelle 7

Periode	Datum	Licht	Frost-nach-wir-kung	Hitze, Trok-ken-heit	Sum-me	Anzahl der Meß-tage	%
Ausaperungsperiode .	13. 5.—23. 5.	2	1		3	8	38
Erwärmungsperiode .	24. 5.— 8. 6.	1	1		2	10	20
Hochleistungsperiode .	9. 6.—20. 7.		2	3	5	27	18
Periode verringerter Aktivität nach dem Austreiben	21. 7.—31. 8.			3	3	18	17
Herbstperiode	1. 9.—19. 9.	7	3		10	12	83
	20. 9.—14. 10.	4	3		7	11	64
	15. 10.— 9. 11.		12		12	15	80
				Summe	42	101	42

kühlen und trüben Sommer die Assimilation (20%)[1]. Im Herbst begrenzen das Licht und die Kälte die CO_2-Aufnahme beinahe täglich. So blieb die CO_2-Assimilation an 42% der Meßtage durch Klimaeinwirkungen stark unter dem Optimum.

Tabelle 8. *Assimilation (mg CO_2/g Frischgewicht) von Juli—September*

Autor	Holzart	Absolutes Maximum	Mittleres Maximum	Maximale Tages-summe	Mittlere Tages-summe
POLSTER . . .	Kiefer	2,05	1,57	12,96	9,21
	Fichte	2,15	1,60	13,40	8,76
	Douglasie	2,37	1,86	19,00	11,31
	Lärche	3,85	3,18	27,70	19,02
TRANQUILLINI .	Zirbe	3,36	1,86	27,4	15,2

Vergleichen wir die Assimilationsintensität unserer Jungzirben mit der anderer junger Nadelbäume, wobei wir die heute immer noch allein dastehenden assimilationsökologischen Untersuchungen von POLSTER (1950) heranziehen, so ergibt sich, *daß die Zirbe nahezu gleich stark assimilieren kann wie die Lärche;* im Mittel der Meßperiode POLSTERS (Juli bis September) erreicht sie aber nur mehr die Leistung der Douglasie. Zu einem ähnlichen Verhältnis kommen wir, wenn wir die maximalen und mittleren Tagessummen dieser Periode miteinander vergleichen (Tabelle 8).

[1] In trockenen Jahren und auf sonnigen, windausgesetzten Standorten dürfte der Wasserhaushalt für die Stoffproduktion eine entscheidende Rolle spielen. Erst kürzlich konnten POLSTER und NEUWIRTH (1958) zeigen, daß Pappelbäume am Südrand eines Bestandes ihre Stoffproduktion nahezu einstellen, wenn der Boden austrocknet, während die Bäume vom Nordrand, der stets feuchter bleibt, in Trockenzeiten kaum leiden.

Dies dürfte hinlänglich beweisen, daß die im Vergleich zu anderen Hölzern in Tallage geringe Zuwachsleistung der Zirben an der Waldgrenze *nicht durch spezifisch schwache Assimilation verursacht wird.* Um hier nähere Einblicke zu gewinnen, habe ich den CO_2-Jahresumsatz ganzer Pflanzen untersucht und mit der Nettoproduktion verglichen. Die Ergebnisse dieser Versuche werden im Teil II dieser Arbeit dargestellt.

Zusammenfassung

Die CO_2-Nettoassimilation des ganzen oberirdischen Teiles von 6 gleich exponierten Jungzirben wurde während einer Vegetationsperiode (181 Tage) durch 101 Tagesgänge bestimmt und mit dem Standortsklima in Beziehung gebracht.

Wenn die Pflanzen aus dem Schnee kommen (Mai), beginnen sie sofort zu assimilieren, weil sich die Umstellung vom Winter- auf den Sommerzustand teilweise bereits unter Schnee vollzieht. Doch bleibt der Gewinn zunächst bescheiden. Erst nachdem sich die Nadeln im Tagesmittel über 10° C, im Extrem kurzzeitig über 30° C, erwärmt haben (Ende Mai), assimilieren sie unerwartet lebhaft. Die erzielten Tagesausbeuten (bis 70 mg/g/Tag) können dann beinahe an die 7jähriger Lärchen in Tieflagen herankommen (Polster 1950).

Während dieser Hochleistungsperiode, die bis zum Austreiben der Sprosse andauert (Juli), hat die Witterung der einzelnen Tage nur dann einen deutlich nachweisbaren Einfluß auf die Tagessumme der Assimilation, wenn

1. Spätfröste auftreten oder Schnee fällt (vorübergehende starke Hemmung der Photosynthese),

2. die Temperatur über das Optimum ansteigt (Temperaturmittel 5—19 Uhr > 25° C) oder der Boden austrocknet.

Wenn solche extreme Klimaverhältnisse selten auftreten, wie in dem vom langjährigen Durchschnitt kaum abweichenden Meßjahr (18% der Tage), bringt diese Periode den Pflanzen großen Stoffgewinn. Bäumchen, die sehr spät ausapern, verlieren diese produktivste Zeit des Jahres.

Durch das Austreiben erleiden die Pflanzen eine langanhaltende Verminderung ihrer Stoffproduktion, deren Ursache nicht restlos geklärt werden konnte, die aber sicher nicht mit dem Klima zusammenhängt.

Im Herbst begrenzt das Licht, später auch der Frost die Assimilation in rasch zunehmendem Maße, so daß sie — lange vor dem Einschneien — beinahe zum Stillstand kommt. Das absolute Ende der CO_2-Aufnahme wird entweder durch Schneebedeckung oder durch Bodenfrost im Wurzelhorizont der Pflanzen bestimmt.

Die hohen Assimilationsintensitäten im Frühjahr zeigen, daß die geringe Zuwachsleistung der Jungzirben an der Waldgrenze nicht auf

einer spezifisch schwachen Assimilation beruht. Der Jahreserwerb an CO_2 wird allerdings durch die erwähnte hochsommerliche Leistungssenkung, vor allem aber durch die Verkürzung der Vegetationsperiode (vgl. PISEK und WINKLER 1958) verringert, die wieder ausschließlich eine Folge des Jahresgangs der Temperatur ist.

Literatur

AULITZKY, H.: Die Bodentemperaturverhältnisse einer zentralalpinen Hangstation beiderseits der subalpinen Waldgrenze. (Noch nicht veröffentlicht.) — BORMANN, F. H.: The relationship of ontogenetic development and environmental modification to photosynthesis in *Pinus taeda* seedlings. The Physiology of Forest Trees. New York: Ronald Press Comp. 1958. — BOSIAN, G.: Die CO_2-Assimilation bei auf Standorttemperatur und relativer Feuchtigkeit vollautomatisch reguliertem Küvettenklima. Vortrag gehalten auf der Generalvers. Dtsch. Bot. Ges. 1959. — BOYSEN JENSEN, P.: Die Stoffproduktion der Pflanzen. Jena: Gustav Fischer 1932. — CARTELLIERI, E.: Jahresgang von osmotischem Wert, Transpiration und Assimilation einiger Ericaceen der alpinen Zwergstrauchheide und von *Pinus cembra*. Jb. wiss. Bot. **82**, 460—506 (1935). — CLARK, J.: Photosynthesis of White Spruce and Balsam Fir. Bi-m. Progr. Rep. Div. For. Biol. Dep. Agric. Can. **12**, 1—2 (1956). — EGLE, K., u. W. SCHENK: Untersuchungen über die Reassimilation der Atmungskohlensäure bei der Photosynthese der Pflanzen. Beitr. Biol. Pflanz. **29**, 75—105 (1952). — HÖLZL, J.: Über Streuung der Transpirationswerte bei verschiedenen Blättern einer Pflanze und bei artgleichen Pflanzen eines Bestandes. S.-B. öst. Akad. Wiss., math.-nat. Kl., Abt. I **164**, 659—721 (1955). — HUBER, B.: Der Wärmehaushalt der Pflanzen. Naturw. u. Landwirtsch. **17**, 1—148 (1935). — Registrierung des CO_2-Gefälles und Berechnung des CO_2-Stromes über Pflanzengesellschaften mittels Ultrarot-Absorptionsschreiber. Ber. dtsch. bot. Ges. **63**, 53—64 (1950). — Der Einfluß der Vegetation auf die Schwankungen des CO_2-Gehaltes der Atmosphäre. Arch. Met. Geophys. u. Bioklimat. B **4**, 154—167 (1952). — HUBER, B., u. H. POLSTER: Zur Frage der physiologischen Ursachen der unterschiedlichen Stofferzeugung von Pappelklonen. Biol. Zbl. **74**, 370—420 (1955). — KOCH, W.: Der Tagesgang der „Produktivität der Transpiration". Planta (Berl.) **48**, 418—452 (1957). — LARSEN, P.: Vergleich der direkt bestimmten und der aus Messungen der Assimilation und Atmung errechneten Stoffproduktion einjähriger Pflanzenbestände. Planta (Berl.) **32**, 343—363 (1942). — LEVITT, J.: The hardiness of plants. Agronomy 6. New York: Acad. Press Inc. Publ. 1956. — MÜLLER, D.: Analyse der Stoffproduktion von Gerste. Bodenkultur **5**, 129—135 (1951). — NUERNBERGK, E. L.: Zur Technik der vergleichenden Messung der Photosynthese mittels des URAS und ihre Anwendung auf die Untersuchung periodischer Photosynthesekurven. Gartenbauwiss. **2** (20), 58—91 (1955). — PISEK, A., u. W. TRANQUILLINI: Assimilation und Kohlenstoffhaushalt in der Krone von Fichten- (*Picea excelsa* Link) und Rotbuchenbäumen (*Fagus silvatica* L.). Flora (Jena) **141**, 237—270 (1954). — PISEK, A., u. E. WINKLER: Assimilationsvermögen und Respiration der Fichte (*Picea excelsa* Link) in verschiedener Höhenlage und der Zirbe (*Pinus Cembra* L.) an der alpinen Waldgrenze. Planta (Berl.) **51**, 518—543 (1958). — POLSTER, H.: Die physiologischen Grundlagen der Stofferzeugung im Walde. München: Bayr. Landwirtsch.-Verlag 1950. — Vergleichende Untersuchungen über die Kohlendioxydassimilation und Atmung der Douglasie, Fichte und Weymouthkiefer. Arch. Forstwes. **4**, 689—714 (1955). — POLSTER, H., u. G. NEUWIRTH: Assimilationsökologische Studien an einem fünfjährigen Pappelbestand. Arch. Forstwes. **7**, 749—785 (1958). — RASCHENDORFER, I.: Stecklings-

bewurzelung und Vegetationsrhythmus. Einige Versuche zur Grünverbauung von Rutschflächen. Forstwiss. Cbl. **72**, 159—171 (1953). — Romose, V.: Ökologische Untersuchungen über *Homalothecium sericeum*, seine Wachstumsperioden und seine Stoffproduktion. Dansk bot. Ark. **10**, 1—138 (1940). — Schiechtl, H. M.: Grundlagen der Grünverbauung. Mitt. forstl. B-Vers.anst. Mariabrunn **55**, 1—273 (1958). — Tranquillini, W.: Die Bedeutung des Lichtes und der Temperatur für die Kohlensäureassimilation von *Pinus Cembra*-Jungwuchs an einem hochalpinen Standort. Planta (Berl.) **46**, 154—178 (1955). — Standortsklima, Wasserbilanz und CO_2-Gaswechsel junger Zirben (*Pinus Cembra* L.) an der alpinen Waldgrenze. Planta (Berl.) **49**, 612—661 (1957). — Die Frosthärte der Zirbe unter besonderer Berücksichtigung autochthoner und aus Forstgärten stammender Jungpflanzen. Forstwiss. Cbl. **77**, 89—105 (1958). — Walter, H.: Standortslehre. Stuttgart: Ulmer 1951. — Winkler, E.: Klimaelemente für Innsbruck (582 m) und Patscherkofel (1909 m) im Zusammenhang mit der Assimilation von Fichten in verschiedenen Höhenlagen. Veröff. Museum Ferdinandeum, Innsbruck **37**, 19—48 (1957).

Univ.-Doz. Dr. Walter Tranquillini,
Forschungsstelle für Lawinenvorbeugung, Innsbruck (Österreich),
Wilhelm-Greil-Straße 9

Planta 54, 130—151 (1959)

Aus der Forstlichen Bundesversuchsanstalt Mariabrunn, Forschungsstelle für Lawinenvorbeugung, Innsbruck

DIE STOFFPRODUKTION DER ZIRBE (*PINUS CEMBRA* L.) AN DER WALDGRENZE WÄHREND EINES JAHRES

II. ZUWACHS UND CO_2-BILANZ

Von

WALTER TRANQUILLINI

Mit 5 Textabbildungen

(Eingegangen am 7. Juli 1959)

Einleitung

Nachdem BOYSEN JENSEN (1932) die physiologischen Grundlagen der Stoffproduktion der Pflanzen klar formuliert hatte, ging man daran, möglichst genaue quantitative Angaben über die Produktionsbilanz wirtschaftlich wichtiger Pflanzen und Pflanzenbestände zu erhalten. Neben BOYSEN JENSENs eigenen Experimenten wurde vor allem die an Waldbeständen durchgeführten Produktionsanalysen seiner Schüler MÖLLER, MÜLLER und NIELSEN (1954) sowie die CO_2-Gaswechseluntersuchungen von POLSTER (1950) bahnbrechend. Es gelang jedoch keinem, alle Glieder der Produktionsgleichung experimentell zu bestimmen und damit die Genauigkeit der Messungen oder die Vollständigkeit der Gleichung zu überprüfen.

Die dänische Gruppe ging von der Nettoproduktion aus, die sie mit forstlichen Methoden erhob, bestimmte die Trockensubstanz- und Atmungsverluste und errechnete daraus die Bruttoassimilation. POLSTER ermittelte hingegen die Bruttoassimilation, berechnete durch „zweifache Integration" die Jahressumme der Bestandsassimilation, bestimmte — zum Teil unter Zuhilfenahme von Angaben aus der Literatur — Atmungs- und Substanzverluste und verglich die von der Assimilationsbestimmung hergeleitete Bruttoproduktion mit dem forstlichen Ertrag der Holzarten. Die beiden Zahlenwerte stimmten zum Teil gar nicht überein, weil einige Glieder der Bilanz nur auf groben Schätzungen beruhten.

Bessere Übereinstimmung zwischen der aus Assimilationsmessungen berechneten und direkt bestimmten Stoffproduktion von *Solanum*-Beständen bzw. von *Homalothecium*-Rasen erhielten LARSEN (1942) und ROMOSE (1940). Die größte Abweichung betrug 34%. Dies ermutigte die beiden Autoren zu dem Schluß, daß man die Assimilation, deren Abhängigkeit von den Umweltsbedingungen im Laboratorium bestimmt wurde, auf das im Freien herrschende Klima übertragen kann.

Bei unseren Untersuchungen haben wir uns bemüht, zum erstenmal alle Glieder der Produktionsbilanz experimentell zu bestimmen und die beiden Hauptfehlerquellen, welche die exakte Berechnung der Stoffproduktion aus CO_2-Umsatzmessungen erschwerten, auszuschalten, indem wir uns

1. auf kleine Objekte beschränkten, wodurch es unnötig wurde die am Einzelblatt oder -zweig gewonnenen Werte auf die Blattmasse großer Bäume oder Bestände umzurechnen;

2. konnten wir durch einen bisher ungewohnten instrumentellen und zeitlichen Aufwand den CO_2-Gaswechsel am natürlichen Standort ein Jahr hindurch beinahe lückenlos verfolgen und dadurch zweifelhafte Rückschlüsse vom Ergebnis kurzfristiger Messungen aufs ganze Jahr vermeiden (TRANQUILLINI 1959).

Versuchspflanzen und Methoden

Als Versuchsobjekte dienten 21 5—51jährige Zirben (*Pinus Cembra* L.) aus der Umgebung der ökologischen Station Obergurgl. Die Bäumchen waren auf Nordlagen im Bereich der Waldgrenze in einer Höhe zwischen 1980 und 2200 m durch natürliche Verjüngung herangewachsen. Sechs davon wurden im Jahre 1955 am Standort auf ihren CO_2-Gaswechsel untersucht (TRANQUILLINI 1959). Nach diesen Messungen wurden sie und alle übrigen Bäumchen ausgegraben, in ihre Wurzeln, Stämme und Äste, letztjährige und ältere Nadeln zerlegt, diese getrocknet und gewogen. Bei den 6 erstgenannten Zirben habe ich zur Ermittlung des Gesamtjahreszuwachses auch den Stammzuwachs direkt bestimmt (vgl. S. 135). Das Gewicht der 12 ältesten Zirben bestimmte Dr. OSWALD, dem für die Überlassung der Ergebnisse zur Spezialauswertung herzlich gedankt sei.

A. Gewichtszunahme der Zirbe in den ersten 50 Lebensjahren

1. Die Gewichtsentwicklung der gesamten Pflanze. Abb. 1 zeigt die Gewichtsentwicklung der Versuchspflanzen in Abhängigkeit vom Alter. Das Gesamttrockengewicht der Pflanzen steigt zunächst nach einer logarithmischen Funktion. Von etwa 25 Jahren an verringert sich die Gewichtszunahme, die Kurve krümmt sich und setzt sich in einen flacher ansteigenden Ast fort. Dieser Endabschnitt der Kurve liegt nicht genau fest, weil das Gewicht älterer Bäumchen gleichen Alters stark streut und nur wenig Bestimmungen durchgeführt wurden.

Aus der Kurve kann der Gewichtszuwachs in den einzelnen Lebensjahren (ΔG) ermittelt werden (Tabelle 1, Spalte 1).

Die Stoffproduktion während eines Jahres ist aber größer als die Gewichtsdifferenz ΔG, weil im Laufe jedes Jahres ein Teil der Nadeln abfällt (Borken-, Ast- und Wurzelverluste spielen im geprüften Altersbereich wohl noch keine nennenswerte Rolle).

Dieser Stoffverlust kann auf Grund der Beobachtung, daß die Nadeln im Durchschnitt ein Alter von 5 Jahren erreichen, aus den Nadel-

Tabelle 1. *Gewichtszunahme, Nadelverlust, Jahresstoffproduktion und Assimilationsleistung der Zirbe in verschiedenen Lebensjahren*

Jahrgang	Spalte 1: Gewichtszunahme ΔG aus Abb. 1 in Gramm Trockengewicht	Spalte 2: Nadelverlust in Gramm Trockengewicht	Spalte 3: Jahresstoffproduktion in Gramm Trockengewicht	Spalte 4: Nadelverlust in Prozent der Jahresstoffproduktion	Spalte 5: Gewicht der Nadeln in Gramm Trockengewicht[1]	Spalte 6: Jahresassimilationsleistung Spalte 3 / Spalte 5
4—5	0,31	0,02	0,33	6	0,467	0,707
5—6	0,35	0,03	0,38	8	0,606	0,627
6—7	0,48	0,06	0,54	11	0,780	0,692
7—8	0,67	0,11	0,78	14	1,032	0,756
8—9	0,88	0,19	1,07	18	1,356	0,789
9—10	1,27	0,24	1,51	16	1,758	0,859
10—11	1,70	0,29	1,99	15	2,33	0,854
11—12	2,30	0,38	2,68	14	3,01	0,890
12—13	3,40	0,49	3,89	13	3,91	0,995
13—14	4,30	0,62	4,92	15	5,04	0,976
14—15	5,90	0,78	6,68	12	6,57	1,017
15—16	8,30	0,98	9,28	11	7,59	1,223
16—17	11,50	1,23	12,73	10	9,54	1,334
17—18	15,0	1,60	16,60	10	14,12	1,176
18—19	22,0	2,05	24,05	9	18,28	1,316
19—20	30,0	2,7	32,7	8	23,70	1,380
20—21	41,0	3,6	44,6	8	30,88	1,444
21—22	56,0	4,8	60,8	8	39,9	1,524
22—23	74,0	6,2	80,2	8	52,6	**1,525**
23—24	72,0	8,0	80,0	10	68,7	1,164
24—25	78,0	10,2	88,2	12	89,0	0,991
25—26	85,0	13,5	98,5	14	117,7	0,837
26—27	85,0	17,3	102,3	17	150,4	0,680
27—28	100,0	22,2	122,2	18	185,8	0,658
28—29	100,0	28,4	128,4	22	222,8	0,576
29—30	120,0	35,5	155,5	23	257,2	0,605
30—31	120,0	46,0	166	28	294,2	*0,564*
31—32	150,0	57,0	207	28	328,0	0,631
32—33	140,0	67,0	207	32	360,2	0,575
33—34	170,0	78,0	248	32	398,0	0,623
34—35	200,0	88,0	288	31	431,4	0,668
35—36	200,0	98,0	298	33	464,2	0,642
36—37	200,0	108,0	308	35	502,0	0,614
37—38	230,0	120,0	350	34	539,8	0,648
38—39	270,0	131,0	401	33	577,0	0,695
39—40	270,0	143,0	413	35	619,8	0,666
40—41	310,0	155,0	465	33	656,4	0,708
41—42	330,0	167,0	497	34	703,0	0,707
42—43	360,0	180,0	540	33	750,2	0,720
43—44	380,0	192,0	572	34	790,6	0,724
44—45	430,0	206,0	636	32	837,2	0,760
45—46	440,0	220,0	660	33	882,0	0,748
46—47	480,0	233,0	713	33	933,0	0,764
47—48	500,0	249,0	749	33	982,8	0,762
48—49	540,0	263,0	803	33	1032,0	0,778
49—50	590,0	280,0	870	32	1090,0	0,798

[1] Gewicht der am Beginn des Zuwachsjahres vorhandenen Nadeln + 40% der während des Jahres neugebildeten Nadeln.

gewichtsbestimmungen ermittelt werden (Tabelle 1, Spalte 2). Die Jahresstoffproduktion ergibt sich somit aus der Gewichtszunahme und dem Gewicht des Nadeljahrgangs, der in diesem Jahr 5 Jahre alt geworden ist (Tabelle 1, Spalte 3).

Der Substanzverlust durch den Nadelfall beträgt im ersten Lebensjahrzehnt rund 14% der Gesamtproduktion, im zweiten Lebensjahrzehnt nur 10%, zwischen 20 und 25 Jahren gar nur 9%. In den folgenden Jahren steigt der Anteil jedoch rasch auf 30% an und bleibt dann annähernd konstant (Tabelle 1, Spalte 4). Dies bewirkt, daß die Gewichtszunahme der Pflanzen zwischen dem 25. und dem 30. Lebensjahr in rasch zunehmendem Maße hinter der Stoffproduktion zurückbleibt.

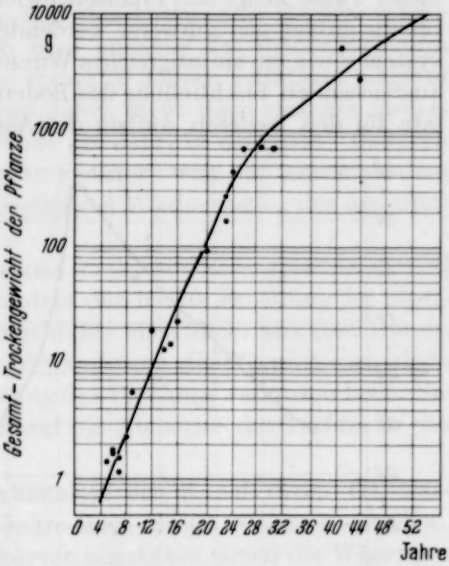


Abb. 1. Gesamtgewicht der Versuchspflanzen in Abhängigkeit von ihrem Alter

2. Der Anteil von Nadeln, Stamm und Wurzeln am Gesamtgewicht der Pflanzen. Der Anteil des *Nadelgewichtes* am Gesamtgewicht beträgt im ersten Lebensjahrzehnt etwa 55%; er fällt mit zunehmendem Alter

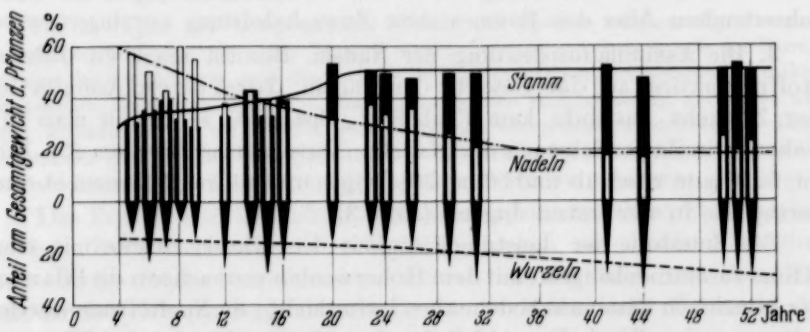


Abb. 2. Das Gewicht von Stamm, Nadeln und Wurzeln in Prozent des Gesamtgewichtes der Versuchspflanzen in Abhängigkeit von ihrem Alter

der Pflanzen ständig ab, beträgt im zweiten Lebensjahrzehnt 35% und bei 50jährigen Pflanzen nur mehr 20%. Demgegenüber steigt der *Stammanteil* mit dem Alter der Pflanzen von etwa 30% auf 50%, der *Wurzelanteil* von 10% auf 30% (Abb. 2).

Der junge Baum produziert also zunächst möglichst viel Assimilationsorgane, mit deren Hilfe er den Pflanzenkörper rasch aufbauen kann. In dieser Phase steigt das Pflanzengewicht stark an. Doch bald braucht er für die größer und schwerer werdende Krone ein ausreichendes Trägersystem sowie ein umfangreiches Wurzelsystem zur Verankerung und zur ausreichenden Erschließung des Bodens. Es stehen daher weniger Assimilate für den weiteren Aufbau des Assimilationssystems zur Verfügung.

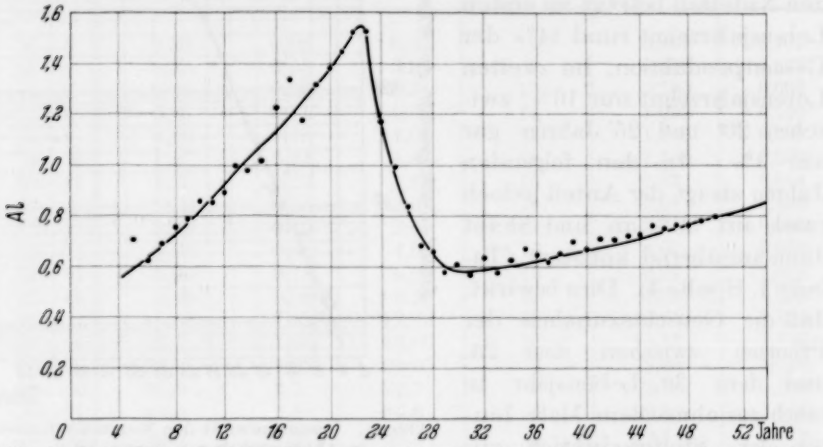


Abb. 3. Assimilationsleistung (Trockensubstanzzuwachs in Gramm während eines Jahres bezogen auf 1 g trockene Nadeln) der Zirbe an der Waldgrenze in Abhängigkeit vom Alter der Bäume

Das Gewichtsverhältnis der atmenden zur assimilierenden Pflanzenmasse verschiebt sich zuungunsten der letzteren, wodurch mit fortschreitendem Alter des Baumes seine Zuwachsleistung verringert wird.

3. Die Assimilationsleistung der Nadeln. Bezieht man die Jahresstoffproduktion auf das Gewicht der Nadeln, durch deren Assimilation der Zuwachs zustande kam (Tabelle 1, Spalte 5), so erhält man die Jahresassimilationsleistung der Nadeln. Diese nimmt bis zum 23. Jahr zu, fällt dann rasch ab und ist bei 30jährigen und älteren Pflanzen ebenso gering wie in der ersten Jugend (Abb. 3).

Die Zunahme der Leistungsfähigkeit der Nadeln dürfte mit dem Klima zusammenhängen: mit dem Höherwerden entwachsen die Pflanzen der klimatisch extremen bodennahen Luftschicht; die Nachtfröste werden seltener und milder[1]. Der Abfall der Assimilationsleistung bei Pflanzen,

[1] Die Ansicht, daß die Pflanzen, wenn sie größer werden, nicht mehr solange mit Schnee bedeckt wären und daher eine längere Assimilationsperiode hätten, erweist sich als unrichtig. Erstens erfolgt der Abtrag der bodennahen Schneeschichten im Frühjahr sehr rasch, so daß kleine und größere Pflanzen beinahe gleichzeitig ausapern. Zweitens sind die Pflanzen noch längere Zeit nach dem durchschnittlichen Ausapern und bereits einige Wochen vor dem Einschneien assimilatorisch nur schwach tätig (TRANQUILLINI 1959).

die das zweite Lebensjahrzehnt überschritten haben, dürfte mit der Lichtabnahme in der Krone zusammenhängen: die Vergrößerung des Assimilationssystems führt bei der bis zu diesem Zeitpunkt noch geringen Höhe des Stammes zu einer starken Eigenbeschattung der Nadeln, welche die Leistung herabsetzt. Dadurch wird offenbar das Höhenwachstum angeregt: Die Zirbe, welche in den ersten 20 Jahren auffallend langsam in die Höhe wächst (rund 2 cm pro Jahr), stößt dann ziemlich unvermittelt wesentlich rascher (rund 10 cm pro Jahr) in die Höhe. Dadurch wird die neugebildete Kronenpartie lockerer, was mit zunehmendem Alter auch wirklich zu einem geringfügigen Wiederanstieg der Assimilationsleistung führt (vgl. Abb. 3).

Die Zunahme des Höhenwachstums im dritten Lebensjahrzehnt wird also bei unseren Versuchsobjekten nicht durch eine Erhöhung der Stoffproduktion hervorgerufen; sie hängt daher auch nicht mit dem Durchstoßen der Schneedecke und der Verlängerung der Vegetationsperiode zusammen, wie flüchtige Betrachtung des Problems vermuten ließe. Sie dürfte vielmehr eine Reizreaktion auf die Abnahme des Lichtes in der Krone sein.

4. Die speziellen Zuwachsverhältnisse der 6 auf ihren CO_2-Gaswechsel geprüften Jungzirben im Jahre 1955: Soweit bisher besprochen, wurde der Zuwachs aus Gewichtskurven abgeleitet, denen die Wägungen aller untersuchten Zirben zugrunde liegen. Sie geben also die durchschnittliche Entwicklung der Zirbe im Untersuchungsgebiet wieder.

Der im Jahre 1955 erzeugte Massenzuwachs jener Zirben, deren Gaswechsel im selben Jahr kontinuierlich gemessen wurde (TRANQUILLINI 1959), wurde nach Beendigung der Assimilationsversuche im Oktober 1955 wie folgt bestimmt:

Die im Jahre 1955 neugebildeten Nadeln und Sprosse wurden abgenommen, getrocknet und gewogen. Zur Ermittlung des Dickenzuwachses wurde der Durchmesser des Holzkörpers und die mittlere Breite des letzten Jahresringes an mikroskopischen Schnitten bestimmt, das Volumen des Hohlzylinders gerechnet und sein Trockengewicht auf Grund des spezifischen Gewichtes von trockenem Jungzirbenholz (0,473 g/cm³) festgestellt. Den Wurzelzuwachs direkt zu bestimmen, war nicht möglich. Er wurde daher aus der Wurzelzuwachskurve abgeschätzt.

Das Ergebnis ist in Tabelle 2 zusammengestellt. Obwohl die untersuchten Zirben sich äußerlich sehr ähnlich waren, auf gleichem Standort nur wenige Meter voneinander entfernt standen und aus derselben natürlichen Verjüngung stammten, ist die individuelle Streuung des Zuwachses unerwartet groß[1].

Der Anteil der Assimilate, der von den einzelnen Pflanzen jeweils zur Ausbildung der Nadeln, zur Verlängerung und zur Verstärkung des Sprosses und zur Entwicklung der Wurzeln verwendet wird, ist sehr

[1] OSWALD maß die Höhe von 720 3jährigen im Pflanzgarten unter völlig gleichen Umweltsbedingungen erzogenen Zirben gleicher Provenienz und fand, daß sie bis nahezu 30% verschieden war.

Tabelle 2. *Gewichtszuwachs (g Trockengewicht) verschiedener Jungzirben im Jahre 1955*

	Zirbe Nr. 3		Zirbe Nr. 4		Zirbe Nr. 5		Zirbe Nr. 7		Zirbe Nr. 9		Mittel
	mg	in % des Gesamtzuwachses	mg	in % des Gesamtzuwachses	mg	in % des Gesamtzuwachses	mg	in % des Gesamtzuwachses	mg	in % des Gesamtzuwachses	
Nadeln	397	73	262	67	389	63	220	44	155	49	
Stammlänge .	55	10	40	10	65	11	48	10	41	13	
Stammdicke . .	31	6	19	5	99	16	90	18	40	13	
Wurzeln . . .	59	11	73	19	61	10	143	29	80	25	
Gesamt (mg) .	542		394		614		501		316		473
Alter (Jahre) .	6		5		8		6		7		
Mittlerer Zuwachs (mg) dem Alter entsprechend (Tabelle 1, Spalte 3) . . .	380		330		780		380		540		482
Abweichung vom mittleren Zuwachs (%) .	+43		+19		−21		+32		−41		
Zuwachs/g Nadeln (Jahresassimilationsleistung) . . .	0,676		0,611		0,533		0,896		0,535		0,650
Zuwachs/g Nadeln, Abweichung vom Mittelwert (%) . .	+4		−6		−18		+38		−18		

verschieden. Es verwenden zwar alle Zirben die Hauptmenge ihrer Assimilate für die Neubildung der Nadeln, doch schwankt der Anteil von Pflanze zu Pflanze zwischen 44 und 73% ! Sehr ungleich ist auch der Zuwachsanteil der Wurzeln, der zwischen 10 und 29% betragen kann. (Hier können allerdings Bestimmungsfehler mitspielen, weil es nicht immer gelingt, alle Wurzeln aus dem Boden herauszubekommen.)

Die einzelnen Pflanzen unterscheiden sich im Gesamtzuwachs zunächst wegen ihres verschiedenen Alters. Vergleichen wir ihn aber mit dem durchschnittlichen Zuwachs im gleichen Lebensjahr (Tabelle 1, Spalte 3), so zeigt sich, daß dieser von der Einzelpflanze bis um 43% übertroffen und bis um 41% unterschritten werden kann (Tabelle 2).

Diese Produktionsunterschiede können nur durch ein verschieden stark entwickeltes Assimilationssystem oder durch konstitutionelle Leistungsunterschiede der Nadeln hervorgerufen werden, weil alle Zirben stets unter gleichen Umweltsbedingungen standen.

Um zu entscheiden, in welchem Ausmaß die Assimilationsleistung an der Streuung beteiligt ist, wurde der Zuwachs auf die Nadelmenge bezogen, somit von dieser unabhängig gemacht.

Im Mittel produzierten die 5 Zirben im Jahre 1955 pro Gramm Nadeln 0,65 g Trockensubstanz. Die Leistung schwankt von 0,53—0,90 g; das sind um 38% mehr, bzw. um 18% weniger als der Durchschnitt.

Besprechung der Ergebnisse. Dem außerordentlich langsamen Höhenwachstum der Zirbe an der Waldgrenze (Oswald) entspricht ihre im Vergleich zu anderen Holzarten in Tieflagen überaus geringe jährliche Gewichtszunahme. *Während unsere Pflanzen ihre Masse pro Jahr um höchstens 60% des jeweiligen Anfangsgewichtes vergrößerten*, erhöhten z.B. 2jährige verschulte Kiefern unter optimalen Wuchsbedingungen in Eberswalde ihr Gewicht zwischen Mai und September auf das $3^1/_2$ bis 4fache. Die Lärche brachte es auf das 6fache, die Fichte auf das 3fache. Nur die Tanne nahm fast ebenso langsam zu wie unsere Zirben. Vergleichsweise mag hier die enorme Leistung der Pappel und Erle erwähnt werden, die ihr Gewicht im gleichen Zeitraum auf das 15fache steigerten (Eidmann 1943, Tabelle 6, S. 41).

Nach Manshard (zit. Walter 1951, S. 387) können 2jährige Kiefern im trockenen Zustand bereits 2,69 g, 4jährige Fichten 19,9 g wiegen; unsere Bäumchen erreichten diese Gewichte durchschnittlich erst nach 8 bzw. 15 Jahren (vgl. Abb. 1).

Auch aus den genauen Zuwachsanalysen Rutters (1957) geht hervor, daß 3jährige *Pinus silvestris*-Pflanzen im Pflanzgarten ihr Gewicht zwischen April und September auf das 4fache, 4jährige Pflanzen auf das 3fache erhöhten. Der Jahreszuwachs war noch bedeutend größer, da das Gewicht der Pflanzen im milden Klima Englands auch im Winter zunahm, so z.B. zwischen Oktober und April um 30—50%.

Nach Ovington (1957), der die Gewichtsentwicklung in 3—55jährigen künstlich begründeten Beständen von *Pinus silvestris* in der Nähe von Brandon (Südostengland) untersuchte, hält die jährliche Gewichtszunahme um das 4fache des jeweiligen Anfangsgewichts bis zum 6. Lebensjahr an. Im 7. Jahr wird das Gewicht nur mehr verdoppelt, in allen weiteren Jahren beträgt der Gewichtszuwachs nur mehr 10 bis 20%, also etwa gleich viel wie der unserer Zirben zwischen 25 und 50 Jahren. Die rasche Jugendentwicklung führt dazu, daß die Bäume in 7jährigen Beständen im Durchschnitt bereits 1,36 m hoch und 1500 g schwer sind. Diese Höhe bzw. dieses Gewicht erreichen die Zirben an der Waldgrenze erst mit 34 Jahren!

In einer natürlichen Verjüngung auf einer umgepflügten Brandfläche in Hampshire zeigten hingegen 4jährige Kiefern, welche auf den Graten zwischen den Pflugrinnen standen, während der Vegetationsperiode nur eine Verdoppelung des Anfangsgewichtes, während 5jährige

Pflanzen, die auf derselben Fläche, jedoch in den Pflugfurchen aufgegangen waren und in einem stark verdichteten B-Horizont wurzelten, einen Zuwachs von nur 31% hatten, also noch weniger als unsere Waldgrenzenzirben (RUTTER 1957).

Die geringe Gewichtszunahme der Jungzirben überrascht, weil sich aus dem großen, nährstoffreichen Samen ein kräftiger Keimling bildet, der die besten Voraussetzungen für eine rasche und hohe Produktion bietet (vgl. WALTER 1951, S. 385). Es kommen hierfür grundsätzlich zwei Ursachen in Betracht:

1. Die Zirbe bildet weniger Blätter aus als andere Bäume.

2. Diese Blätter assimilieren schwächer oder kürzere Zeit als die der anderen Holzarten.

Beides könnte eine spezifische Eigenheit sein oder von den Umweltsverhältnissen an der Waldgrenze abhängen.

Zu 1. Wie bereits erwähnt, verwenden unsere Pflanzen in der ersten Jugend ihre Assimilate zu 44—73% für die Ausbildung von Blättern (Tabelle 2), so daß in diesem Entwicklungsstadium über die Hälfte des Körpergewichtes auf die Nadeln fällt (Abb. 2). Demgegenüber war der Nadelanteil am Gesamtgewicht 2—3jähriger anderer Nadelhölzer nach EIDMANN (1943) und OVINGTON (1957) durchwegs kleiner; bei der Kiefer 42%, bei allen anderen geprüften Arten noch bedeutend geringer.

Gewichtsanteil von Wurzeln, Achsen und Nadeln am Gesamtgewicht der Pflanzen nach EIDMANN (1943, Tabelle 5, S. 38) und OVINGTON (1957, Tabelle 6, S. 299):

	Wurzeln	Achsen	Blätter	Autor
Kiefer (2jährig)	25	33	42	(EIDMANN)
Kiefer (3jährig)	22	43	35	(OVINGTON)
Fichte (3jährig)	32	37	32	(EIDMANN)
Lärche (2jährig)	34	40	26	(EIDMANN)

Berücksichtigt man, daß unsere jüngsten Pflanzen etwas älter waren als diese Objekte und daß sich der Anteil Blatt : Sproß + Wurzeln mit steigendem Alter zuungunsten der Blätter verschiebt (Abb. 2, vgl. auch RUTTER 1957, Tabelle 13, S. 419), tritt die Überlegenheit der Zirbe, ihren Stoffgewinn in Assimilationsorgane anzulegen gegenüber anderen daraufhin untersuchten Hölzern deutlich in Erscheinung[1].

Zu 2. Die Assimilationsleistung der Zirbennadeln beträgt in der ersten Jugend des Baumes (5—8 Jahre) durchschnittlich 0,65 g/g Nadel-

[1] Dies können sie sich an unserem Standort leisten, weil dort Wasser- und Nährstoffmangel selten sind. Die Pflanzen reagieren auf andauernde Trockenheit mit einer gesteigerten Ausbildung des Wurzelsystems auf Kosten der Assimilationsorgane, wie SIMONIS (1947) am Beispiel von Feucht- und Trockenpflanzen von Inkarnatklee zeigte (Tabelle 13, S. 214).

trockengewicht und Jahr. Erst mit 20 Jahren wird die Höchstleistung von 1,5 g/g. Jahr erreicht (vgl. Abb. 3). Über das Verhalten noch jüngerer Zirben ist noch nichts bekannt[1].

RUTTER (1957) gibt für 4jährige Kiefern eine Assimilationsleistung von 2,6 g/g × Jahr, bzw. rund 2 g/g für die Vegetationsperiode an. Sogar die schlechtwüchsigen Kiefern auf der Brandfläche erreichen 1 g/g und Vegetationsperiode. Ihr geringer Zuwachs (vgl. S. 138) beruht also nicht nur auf schwacher Assimilationsleistung, sondern auch auf gehemmter Ausbildung des Assimilationssystems.

Aus den Gewichtsangaben von OVINGTON (1957) habe ich die Assimilationsleistung (g Jahreszuwachs/g Nadel × Jahr) vergleichbar zu unseren Messungen berechnet und für das 6. Lebensjahr einen Spitzenwert von 4,8 g gefunden. Mit zunehmendem Alter verringert sich jedoch die Leistung der Nadeln auf 0,8—2,4 g.

WALTER (1951), der dankenswerterweise in seiner Standortslehre der Assimilationsleistung (AL) breiten Raum gewährte, gibt für 1—4jährige Fichten in einer Baumschule Werte von 2,4—2,7 g/g Nadeltrockengewicht × Jahr an.

Die langsame Gewichtszunahme unserer Waldgrenzenzirben wird also vor allem in der ersten Jugend durch ihre gegenüber anderen Holzarten in niedrigeren Lagen geringe Assimilationsleistung ihrer Blätter verursacht. Diese beruht, wie ich erst kürzlich nachweisen konnte, nicht auf einer spezifisch schwachen Assimilation (TRANQUILLINI 1959), sondern zum Teil auf der kurzen Vegetationsperiode, die den Bäumen an der Waldgrenze zur Verfügung steht. Dies haben PISEK und WINKLER (1958) durch Vergleich des Assimilationsvermögens von Fichten aus Berg- und aus Tallagen überzeugend dargestellt. Die Produktivität einer Pflanze ergibt sich jedoch nicht allein aus der im Laufe des Jahres am Standort gemessenen CO_2-Aufnahme ihrer Blätter; es muß auch die gleichzeitige CO_2-Abgabe und die CO_2-Abgabe aller nichtgrünen Pflanzenteile berücksichtigt werden. Daher soll im folgenden die CO_2-Jahresbilanz der ganzen Pflanze untersucht werden.

B. Die CO_2-Jahresbilanz und der Vergleich zwischen der aus dem Gaswechsel ermittelten und direkt bestimmten Stoffproduktion der ganzen Pflanze

Einführung. In den Blättern gehen, solange es genügend hell ist, Photosynthese und Respiration gleichzeitig vor sich, wobei bei meinen Zirben am Tage die Photosynthese stets überwiegt. Die gemessene

[1] Nach RUTTER (1957) fällt die N.A.R. (net assimilation rate) vom 1. bis zum 5. Jahr stark ab, weil sich das Verhältnis der assimilierenden zur atmenden Pflanzenmasse zuungunsten der ersteren verschiebt. Im 5. Jahr scheint das Minimum einzutreten.

CO_2-Aufnahme der oberirdischen grünen Teile (Netto-Assimilation) ist die Differenz aus der Gesamtphotosynthese (reelle oder Bruttoassimilation) und der gleichzeitigen Atmung. Die Differenz wird negativ, wenn die Photosynthese infolge Lichtmangel oder Frost usw. die durch gleichzeitige Atmung verursachte CO_2-Entbindung nicht mehr wettmachen kann. In der Nacht — auch unter tiefer Schneedecke — zehren die grünen Organe vom Stoffgewinn, die nicht grünen Teile der Pflanze tun dies unter allen Umständen immer.

Die ersten Bilanzuntersuchungen (BOYSEN JENSEN 1932) brachten das Ergebnis, daß ein unerwartet großer Anteil des C-Erwerbs im Betriebsstoffwechsel wieder verlorengeht. Nach POLSTER (1950) veratmen unsere Waldbäume 40—60% des produzierten Kohlenstoffs. Nur die Buche ist ökonomischer, sie verbraucht nur 29%.

Eine Gerstenkultur weist nach MÜLLER (1951) ähnlich hohe Betriebskosten auf wie unsere Bäume. Diese Verluste werden verständlich, wenn man berücksichtigt, daß die Wurzeln äußerst intensiv atmen (EIDMANN 1943) und daß die Blätter in warmer Nacht ein Viertel bis fast die Hälfte des im Laufe der hellen Stunden erarbeiteten Stoffreingewinns veratmen (TRANQUILLINI 1952, PISEK und TRANQUILLINI 1954).

Aber auch der Stoffgewinn, der nach Abzug aller infolge der Atmung entstehenden Verluste übrigbleibt, kann nicht zur Gänze in dauerndem Zuwachs angelegt werden, weil die Pflanze ständig Teile ihres Körpers abstößt oder verliert. Hierher gehören vor allem die Blattverluste, die

Schema der Stoffproduktionsbilanz

Bruttoassimilation (Gesamtphotosynthese)
minus gleichzeitige Atmung der Blätter

Nettoassimilation (augenblicklicher Reingewinn)
minus Nachtatmung der Blätter
minus Stammatmung
minus Wurzelatmung

Brutto-Stoffproduktion

minus Blatt-
minus Rinden-
minus Ast-
minus Wurzel-
minus Samen-
minus unbekannte Stoff-
} Verluste

Netto-Stoffproduktion ergäbe *Zuwachs*

bei der Zirbe bis zu 30% der Jahresstoffproduktion ausmachen können (vgl. S. 132, Tabelle 1), die Ast- und Samen-, sowie die schwer abschätzbaren Rinden- und Wurzelverluste. Letztere sollen nach ORLOV (1955) bei 25jährigen Fichten ungefähr die Hälfte der jährlichen Blattverluste

ausmachen. Noch ganz ungeklärt ist, ob und in welchem Ausmaß die Pflanzen etwa weitere Stoffverluste erleiden, z. B. durch Abgabe von organischen Stoffen an Pilzsymbionten, an den Boden und an die Atmosphäre.

Erst nach Abzug all dieser Verlustposten erhalten wir die Nettoproduktion oder den bleibenden Zuwachs, den wir auch direkt aus der Gewichtsentwicklung der Pflanzen bestimmen können (s. Schema).

Im folgenden soll nun versucht werden, die einzelnen Glieder der Jahresproduktionsbilanz junger Zirben näher zu untersuchen.

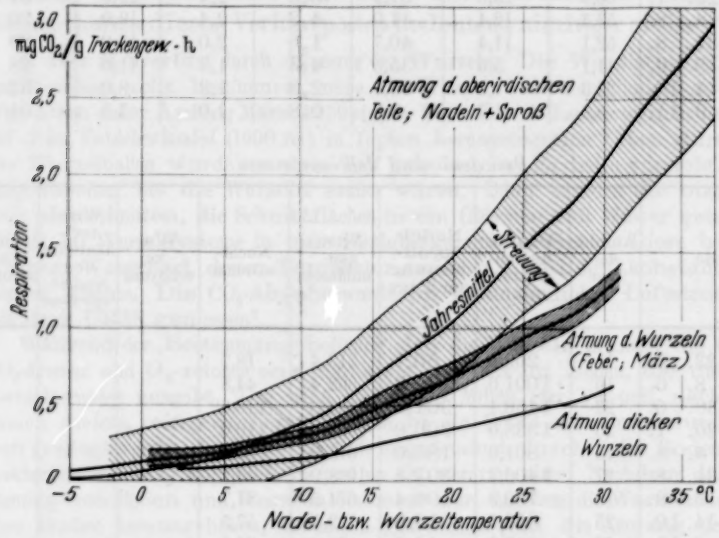


Abb. 4. Nadelsproß- und Wurzelatmung von Jungzirben in Abhängigkeit von der Temperatur. Der schraffierte Bereich um die Mittelkurve gibt an, wieweit die Atmung auf Grund der individuellen Unterschiede und zu verschiedenen Jahreszeiten streut

1. Der Stoffverlust durch Atmung der oberirdischen Organe am Tage. Um den Anteil der Bruttoassimilation, der von den oberirdischen Teilen der Pflanzen am Tage veratmet wird, zu bestimmen, wurde die CO_2-Abgabe der künstlich verdunkelten Versuchsobjekte an mehreren Tagen in jedem Monat bestimmt. Da die Respiration vorwiegend von der Temperatur abhängig ist, haben wir die zahlreichen Tagesgänge der Atmung in Abhängigkeit von dieser aufgetragen. Die R/T-Kurven, die wir auf diese Weise von verschiedenen Tagen und Objekten erhielten, streuen in gewissen Grenzen. Da die Streuung zum Teil auf Meßfehler, zum Teil auf unterschiedliches Verhalten der einzelnen Versuchspflanzen zurückgeht, haben wir darauf verzichtet, jahreszeitliche Unterschiede der Atmung sowie ihre Abhängigkeit vom Klima zu analysieren, sondern haben eine mittlere R/T-Kurve gezeichnet, die sich für die Berechnung der Jahresatmungsverluste der Nadelsprosse gut eignet (Abb. 4).

Auf Grund der Kurve und der fortlaufenden Nadeltemperaturregistrierung in den Cuvetten haben wir die Atmung für jeden Meßtag

Tabelle 3. *Durchschnittswerte des CO_2-Gaswechsels während der einzelnen Perioden des Jahresgangs*

Tagessummen (mg CO_2/g Trockengewicht)

Periode	Bruttoassimilation	Nadelsproßatmung am Tage	Nettoassimilation	Nachtatmung	Wurzelatmung	Gesamtatmung	Gesamtatmung in % Bruttoassimilation
13. 5.—23. 5.	24,5	5,1	19,4	1,7	0,9	7,7	31
24. 5.— 8. 6.	62,6	8,7	53,9	2,8	1,5	13,0	21
9. 6.—30. 6.	66,2	13,7	52,5	5,3	2,1	21,1	32
1. 7.—20. 7.	66,9	15,0	51,9	5,5	2,4	22,9	34
21. 7.— 4. 8.	53,4	12,4	41,0	4,2	2,4	19,0	36
5. 8.—31. 8.	52,1	11,4	40,7	1,6	2,0	15,0	29
1. 9.—19. 9.	41,1	5,6	35,5	4,3	1,7	11,6	28
20. 9.—14. 10.	25,3	4,4	20,9	2,3	1,3	8,0	32
15. 10.— 9. 11.	5,5	1,7	3,8	0,8	1,0	3,5	64

Perioden- und Jahressummen

Periode	Anzahl der Tage	Bruttoassimilation	Nadelsproßatmung am Tage	Nettoassimilation	Nachtatmung	Wurzelatmung	Winteratmung der Nadelsprosse	Gesamtatmung
13. 5.—23. 5.	11	269,5	56,1	213,4	18,7			
24. 5.— 8. 6.	16	1001,6	139,2	862,4	44,8			
9. 6.—30. 6.	22	1456,4	301,4	1155,0	116,6			
1. 7.—20. 7.	20	1338,0	300,0	1038,0	110,0			
21. 7.— 4. 8.	15	801,0	186,0	615,0	63,0			
5. 8.—31. 8.	27	1406,7	307,8	1098,9	43,2			
1. 9.—19. 9.	19	780,9	106,4	674,5	81,7			
20. 9.—14. 10.	25	632,5	110,0	522,5	57,5			
15. 10.— 9. 11.	26	143,0	44,2	98,8	20,8			
Jahr		7829,6	1551,1	6278,5	556,3	447	439	2993
% der Bruttoassimilation			19,8		7,1	5,7	5,6	38,2

der Vegetationsperiode berechnet und die Summen für die einzelnen Assimilationsperioden in Tabelle 3 zusammengestellt. Ein erheblicher Teil der Assimilate wird von den Nadeln und Sprossen am Tage sofort wieder veratmet: während der ganzen Vegetationsperiode werden 1551 mg CO_2/g abgegeben, das sind rund 20% der Bruttoassimilation. Der ökonomische Atmungskoeffizient Bruttoassimilation:Atmung beträgt 5,06, liegt also noch über dem der ökonomischsten Holzart POLSTERS, der Buche. Der Anteil ist im Laufe der Vegetationsperiode beinahe konstant, da Atmung und Assimilation annähernd gleichsinnige jahreszeitliche Veränderungen erfahren (Abb. 5).

2. Der Stoffverlust durch Atmung der oberirdischen Organe in der Nacht. Auch dieser Minusposten konnte laufend bestimmt werden,

wenngleich die Messung häufig gestört war, weil sich in der Nacht infolge schwacher Konvektion in der bodennahen Luftschicht CO_2 zeitweise anreichert und sich der CO_2-Gehalt der Vergleichsluft oft sprunghaft ändert (vgl. TAMM und KRZYSCH 1959). Außerdem ist die CO_2-Abgabe der Pflanzen in der Nacht infolge der niedrigen Temperatur gering. Stützt man sich nur auf die einwandfreien Atmungswerte, so ergibt sich während der Vegetationsperiode ein Stoffverlust von 556 mg CO_2/g, das sind rund 7% der Bruttoassimilation, also wesentlich weniger als durch Atmung am Tage verbraucht wird. Die in Hochlagen relativ kühlen Nächte halten diesen Verlustposten bedeutend niedriger als in Tieflagen.

3. Der Stoffverlust durch Atmung der Wurzeln. Die Wurzelatmung läßt sich am Standort nicht bestimmen, ohne die Wurzeln aus dem Boden zu isolieren. Wir haben daher Anfang März 1959 eigene Versuche im Laboratorium mit jungen, auf dem Patscherkofel (1900 m) in Töpfen herangezogenen Zirben durchgeführt. Der Wurzelballen wurde aus dem Topf gehoben, das Erdreich vorsichtig solange ausgewaschen, bis die Wurzeln sauber waren. Dann wurden die oberirdischen Teile abgeschnitten, die Schnittflächen in ein Gläschen mit Wasser getaucht und jeweils 10 Wurzelsysteme in eine Plexiglaskammer gebracht. Diese befand sich in einem Wasserbad, dessen Temperatur zwischen 1 und 30°C konstant gehalten werden konnte. Die CO_2-Abgabe wurde im kontinuierlichen Luftstrom (30 l/h) mit dem URAS gemessen[1].

Während der Bestimmung befinden sich die Wurzeln in Luft, die trockener, CO_2-ärmer und O_2-reicher sein dürfte als die Luft im Boden, die die Wurzeln normalerweise umgibt. Um das natürliche Milieu im Versuch nachzuahmen, kamen andere, reingewaschene Wurzeln in ein Gefäß mit Erde, durch welches Luft gesaugt wurde, die durch die Erde angefeuchtet, durch die im Boden lebenden Bakterien mit CO_2 angereichert und an O_2 verarmt war. Nachdem die Gesamtatmung von Boden und Wurzeln bestimmt war, wurden die Wurzeln wieder aus dem Boden herausgehoben, neuerlich gewaschen und die Atmung des Bodens und die der Wurzeln getrennt gemessen. Während die in der Erde eingebetteten Wurzeln z.B. bei 20°C 0,66 mg CO_2/g·h abgaben, atmeten dieselben Wurzeln in der Luft 0,60 mg. Die Abweichung ist gering und liegt im Bereich der Fehlergrenze solcher Bestimmungen. Wir können also die im Luftstrom ermittelte Atmung der vom Boden isolierten Wurzeln, deren Bestimmung einfacher ist, auf den Standort übertragen[2].

In Abb. 4 sind die Wurzelatmungswerte in Abhängigkeit von der Temperatur aufgetragen; bis 6°C atmen die Wurzeln annähernd gleich stark wie die Nadelsprosse. Bei zunehmender Erwärmung bleibt jedoch ihre Atmung hinter der der Nadeln zurück und bei 30° geben sie bereits um 40% weniger CO_2 ab als diese. Die geringere Steigerung der Wurzelatmung mit der Temperatur entspricht der Atmung anderer verholzter Organe, z.B. Sproßachsen (PISEK und WINKLER 1958).

[1] Für die Bestimmung der Wurzelatmung bin ich dem Assistenten des Botanischen Instituts in Innsbruck, Herrn Dr. E. WINKLER, zu Dank verpflichtet.

[2] Außerdem ist der Boden in den obersten 20 cm gut durchlüftet. Nach EIDMANN (1943, S. 29) wird die Luft in Waldböden am Tage bis zu 24mal erneuert. Der CO_2-Gehalt beträgt 0,2—0,8 Vol.-% (ROMELL 1922).

Im Vergleich zu anderen forstlichen Holzpflanzen, deren Wurzelatmung EIDMANN (1943) gründlich untersucht hat, atmen unsere Zirben annähernd ebensoschwach wie die Tanne, die am schwächsten atmende Nadelholzart EIDMANNS. Alle anderen Coniferen übertreffen unsere Werte bis um das 4fache (Lärche).

Mit Hilfe der Temperaturabhängigkeitskurve kann der Stoffverlust, welcher der Pflanze durch Wurzelatmung entsteht, um so genauer berechnet werden, je besser wir die Temperaturverhältnisse am Standort im Wurzelhorizont des Bodens kennen[1]. Die gleichzeitig mit den

Tabelle 4

Temperaturbereich	Mittlere Wurzelatmung in mg/g · h	Stunden Andauer von Oktober 1954 bis Oktober 1955		Wurzelatmungssumme (mg CO_2/g) bezogen auf die Temperaturandauer	
		1 cm	10 cm	1 cm	10 cm
— 10 bis — 5	0	26	0	0	0
— 5 bis 0	0,10	4971	4013	497	401
0 bis 5	0,16	1144	1685	183	270
5 bis 10	0,24	1080	1280	259	307
10 bis 15	0,37	585	1284	216	475
15 bis 20	0,57	403	408	230	233
20 bis 25	0,80	264	90	211	72
25 bis 30	1,08	164	0	177	0
30 bis 35	1,40	77	0	108	0
35 bis 40	1,80	40	0	72	0
40 bis 45	2,25	6	0	14	0
Jahressumme		8760	8760	1967	1758

Assimilationsbestimmungen unmittelbar neben der Versuchsfläche in verschiedenen Tiefen durchgeführten Registrierungen der Bodentemperatur (AULITZKY 1959), setzen uns in die Lage, den temperaturbedingten Jahresgang der Wurzelatmung genau zu berechnen.

Die Wurzeln unserer 6 auf ihren Gaswechsel geprüften Zirben breiten sich in einer Tiefe zwischen 1 und 10 cm im Boden aus (TRANQUILLINI 1959, Tabelle 1). Für diese beiden Tiefen wissen wir, wie lange bestimmte Temperaturbereiche während des Jahres 1954/55 angedauert haben (Tabelle 4).

In etwa der Hälfte aller Stunden des Jahres verblieb die Bodentemperatur in beiden Tiefen zwischen —5 und 0°C, weil die Schneedecke lange Zeit den Boden gegen jede stärkere Erwärmung und Abkühlung schützt. Auch Temperaturen von 0 bis +15°C sind zeitlich noch stark vertreten, besonders in 10 cm Tiefe. Höhere Temperaturen

[1] Die Wurzelatmung gilt allerdings streng genommen nur für den März und dürfte saisonabhängige Änderungen erfahren. Nach den Untersuchungen von PISEK und WINKLER (1958) ist die Wurzelatmung im Sommer intensiver als im Winter, unsere Werte also für die Übertragung auf das ganze Jahr zu niedrig.

dauern aber nur kurz an; sie erhöhen zwar die Wurzelatmung vorübergehend stark, spielen aber, wie man sieht, für die Jahressumme der Atmung keine große Rolle.

Daher ist die Jahressumme der Wurzelatmung in 1 cm Tiefe, trotz der in oberflächennaher Schicht kurzzeitigen starken Erhitzungen nur unbedeutend höher als in 10 cm.

Um den Stoffverlust, den die Wurzelatmung verursacht, abschätzen zu können, muß man das Verhältnis von Nadel- zu Wurzelgewicht kennen (vgl. Abb. 2). Im Mittel der 6 Versuchszirben kamen auf 1 g assimilierender Nadeln nur 0,24 g atmende Wurzeln.

Pro Gramm assimilierender Nadeln veratmen die Wurzeln demnach in einem Jahr 472 mg CO_2 (1 cm Tiefe), bzw. 421 mg CO_2 (10 cm Tiefe), im Mittel 447 mg CO_2. Das sind nur 5% der Bruttoassimilation.

Der Betrag dürfte in Wirklichkeit etwas höher sein, weil die Atmung im Sommer lebhafter ist als im März und die Wurzelmasse in Wirklichkeit größer ist[1]. Aber auch wenn man dies berücksichtigt, zehren die Wurzeln überraschend wenig an der Stoffproduktion, was vor allem darauf zurückzuführen ist, daß die Bodentemperatur in 2000 m Seehöhe, abgesehen von kurzzeitigen extremen Erhitzungen der Oberfläche im Jahresmittel gegenüber Tieflagen sehr niedrig bleibt (Aulitzky 1959).

4. Der Stoffverlust durch Atmung der oberirdischen Teile unter der Schneedecke. Es gelang uns zwar nicht, den CO_2-Gaswechsel der Pflanzen unter der Schneedecke exakt zu bestimmen, doch können wir auf Grund der Schneepegelaufzeichnungen sicher sagen, daß die Pflanzen mindestens 5 Monate hindurch schon allein aus Lichtmangel nicht assimilieren sondern nur atmen konnten (Tranquillini 1957). Die Intensität dieser Atmung dürfte in erster Linie von der Temperatur der Pflanzen abhängen, die wir unter der Schneedecke laufend gemessen haben. Sie schwankt lediglich einige Grade um 0°C, weil die Schneedecke den ganzen Winter über gegen die Temperaturschwankungen, welche sich über der Schneedecke ereignen, fast völlig isoliert. Wir können daher mit Hilfe der R/T-Kurve (Abb. 4) die Atmung der Nadelsprosse unter der Schneedecke berechnen[2].

Unter der Schneedecke veratmeten die oberirdischen Nadelsprosse 439 mg CO_2/g, das sind 5,6% der Bruttoassimilation, also deutlich

[1] Beim Herauslösen aus dem dichten Wurzelfilz der Begleitpflanzen gehen immer Wurzeln verloren. Nach Larsen (1942) können bei *Solanum nodiflorum* bis 50% der Wurzeln im Boden verbleiben.

[2] Die errechneten Werte sind wahrscheinlich etwas zu hoch, nicht nur deshalb weil die Atmung im Winter kleiner ist als während der Vegetationsperiode; es dürfte auch unter einer verfestigten Schneedecke der Luftaustausch mit der freien Atmosphäre erschwert, die eingeschlossene Luft bald an O_2 verarmt und dadurch die Atmung herabgesetzt sein (Huber 1957). Auch durch Verbrauch der Reserveassimilate kann die Atmungsintensität abnehmen (Brucker und Urbach 1958).

weniger, als dieselben Triebe in der schneefreien Zeit während der Nacht, obwohl die Dunkelheit unter dem Schnee ein halbes Jahr ununterbrochen anhält.

Nachdem in dieser Zeit die Stoffaufnahme stilliegt, verlieren die Pflanzen durch Wurzel-, Nadel- und Sproßatmung laufend Gewicht. Die CO_2-Abgabe beträgt 439 mg (Nadelsprosse) und 112 mg (Wurzeln) zusammen 551 mg/g Nadeln. Das entspricht einem Trockensubstanzverlust von 250 mg oder $^1/_8$ des Gesamtkörpergewichtes. Als Atmungsmaterial dienen offenbar die im Herbst angelegten Reserven an Stärke und Öl, die man im Winter an Dünnschnitten durch Stengel und Wurzeln durch Färbung deutlich sichtbar machen kann.

Die Berechnung der Stoffproduktion während eines Jahres (Tabelle 3)

Im Laufe einer Vegetationsperiode werden von den Nadeln 7830 mg CO_2/g aufgenommen. Durch Atmung gehen während des ganzen Jahres insgesamt 2993 mg CO_2/g verloren; das sind 38% der Bruttoassimilation. Der größte Stoffverzehrer ist der oberirdische Teil der Jungzirben, der am Tage 20%, in der Nacht 7% und während des Winters 6% der Bruttoassimilation veratmet. Der Stoffverlust durch Wurzelatmung ist demgegenüber sehr gering (6%).

Für den Ausbau des Pflanzenkörpers standen also während der Vegetationsperiode 1955 pro g Nadeln 4837 mg CO_2 zur Verfügung. Das entspricht 1,3 g Kohlenstoff. Nachdem die Trockensubstanz der Jungzirben nach Untersuchungen von RASCHENDORFER zu 60% aus C besteht, werden von jedem Gramm Nadeln im Laufe eines Jahres rund 2,2 g Pflanzensubstanz erzeugt.

Dieser auf Grund umfangreicher physiologischer Messungen des CO_2-Gaswechsels der ganzen Pflanze errechnete Massenzuwachs ist etwa dreimal so groß, als der an denselben Objekten direkt gewogene Zuwachs im Jahre 1955, welcher im Mittel nur 0,65 (0,54—0,90) g/g Nadeln beträgt (vgl. S. 135ff., Tabelle 2).

Besprechung der Ergebnisse

Wie aus der vorliegenden Arbeit hervorgeht, ist es uns *erstmals* gelungen, den Jahresgang *aller* Glieder der CO_2-Gaswechselbilanz der Pflanze genauer darzustellen (Abb. 5): Die CO_2-Nettoassimilation und die Nachtatmung des ganzen oberirdischen Teils von 6 gleichexponierten Jungzirben wurde durch 101 Tagesgänge bestimmt. Die Ausweitung des Ergebnisses auf die ganze Vegetationsperiode (181 Tage) kann daher kaum Fehler verursachen. Die Atmung unter der Schneedecke und die Wurzelatmung wurde zwar nicht direkt am Standort bestimmt, jedoch liegen der Berechnung mittlere R/T-Kurven derselben bzw.

vergleichbarer Objekte und vollständige Registrierungen der Nadel- und Wurzeltemperaturen[1] am Standort während des Versuchsjahres zugrunde[2].

Im Winterhalbjahr ist die CO_2-Bilanz negativ, das Gewicht der Pflanzen nimmt daher während dieser Zeit laufend ab. Während der Vegetationsperiode bestimmt fast ausschließlich die Photosynthese die jahreszeitlichen Veränderungen der Stoffproduktion, da der Anteil der Gesamtatmung an der Bruttoassimilation annähernd konstant bleibt (Tabelle 3). Nur am Beginn der Hochleistungsperiode sind die Atmungs-

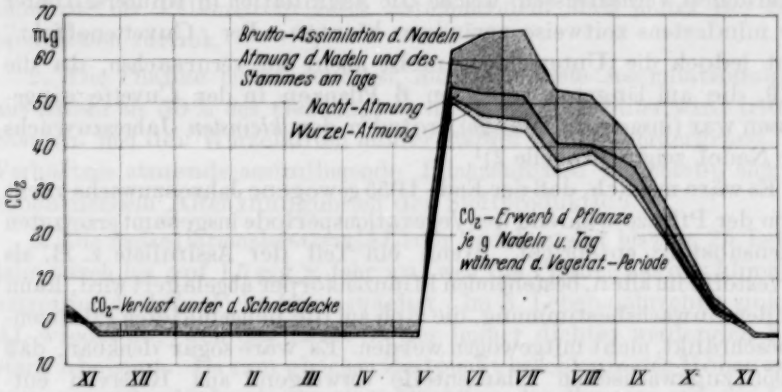


Abb. 5. Jahresgang der CO_2-Bilanz von Jungzirben. Ein Teil des durch Brutto-Assimilation aufgenommenen Kohlendioxyds geht durch Atmung der oberirdischen Teile und der Wurzeln sofort, sowie durch Atmung in den Nächten verloren. Der CO_2-Erwerb der Pflanzen während der Vegetationsperiode wird im Winter durch Atmung der ganzen Pflanze unter der Schneedecke geschmälert (vgl. Tabelle 3)

verluste kleiner (21%), kurz vor dem Einschneien größer (64%) als im Durchschnitt. Die im Laufe eines Jahres der Pflanze verbleibende CO_2-Menge würde ausreichen, um 2,2 g Trockensubstanz/g Nadeln zu erzeugen.

Um die Bruttoproduktion auch von der anderen Seite her möglichst genau zu bestimmen, haben wir an denselben Zirben, deren Gaswechsel gemessen wurde, auch den im Jahre 1955 gebildeten Zuwachs (neue Sprosse und Nadeln, Jahresring) direkt gewogen. Damit sind

[1] Die Temperatur der Wurzeln kann der Bodentemperatur in ihrer Umgebung gleichgesetzt werden (Huber 1935).

[2] Die berechnete Atmungssumme dürfte zu klein sein (vgl. S. 145). Um den Fehler abschätzen zu können wurde angenommen, daß die Wurzeln im Sommer gleich stark atmen wie die Nadelsprosse (vgl. Ålvik 1939) und daß der Wurzelanteil um 50% höher ist als er von uns bestimmt wurde (vgl. Larsen 1942). Die Jahressumme der Wurzelatmung würde dadurch auf 2336 mg CO_2/g Wurzeln bzw. 842 mg/g Nadeln steigen, das sind 11% der Bruttoassimilation. Dadurch verringert sich die pro g Nadeln erzeugte Trockensubstanz von 2,2 auf 2,0 g. Die Differenz zur tatsächlichen Jahresproduktion wird also nur unwesentlich kleiner!

wesentliche Stoffverluste (hauptsächlich durch Abfall älterer Nadeln), die während des Jahres eintreten können, ausgeschlossen.

Trotzdem stimmen die mit den beiden Methoden gewonnenen Stoffproduktionswerte nicht überein: Der aus dem Gaswechsel abgeleitete Zuwachs ist 3mal so groß wie der durch Wägung bestimmte. Dieser auffällige Unterschied kann grundsätzlich 3 Ursachen haben, welche im folgenden kurz diskutiert werden sollen:

1. Es wäre möglich, daß die Nettoassimilation in Wirklichkeit geringer ist als in der Cuvette. Die Pflanzen stehen während des Versuchs unter unnatürlichen Verhältnissen, welche die Assimilation in unübersehbarer Weise mindestens zeitweise verändern könnten. Der „Cuvetteneffekt" scheint jedoch die Unterschiede nicht allein zu verursachen, da die Zirbe 9, die am längsten von allen 6 Pflanzen in der Cuvette eingeschlossen war (insgesamt 60 Tage), trotzdem den *kleinsten* Jahreszuwachs pro g Nadel zeigte (Tabelle 2)[1].

2. Es wäre möglich, daß der Ende 1955 gewogene Jahreszuwachs nicht der von der Pflanze während der Vegetationsperiode insgesamt erzeugten Trockensubstanz entspricht. Wenn ein Teil der Assimilate z. B. als Reservestoffe im alten, bestehenden Pflanzenkörper abgelagert wird, kann er bei der Zuwachsbestimmung, die sich auf die neugebildeten Pflanzenteile beschränkt, nicht mitgewogen werden. Es wäre sogar denkbar, daß die 1955 zugewachsenen Pflanzenteile vorwiegend aus Reserven entstanden, die bereits ein Jahr vorher angelegt wurden, und daher quantitativ nicht mit der Assimilation des folgenden Jahres in Beziehung gebracht werden können. Mit anderen Worten: Der Zuwachs und die Assimilation werden vielleicht zu Unrecht auf dieselbe Nadelmasse bezogen.

Daß auch dadurch die bestehenden Differenzen nicht beseitigt werden können, beweist die Gewichtszunahme der ganzen Pflanzen, worin auch alle abgelagerten Reservestoffe in Erscheinung treten müßten. Wie Tabelle 2 zeigt, ist aber der aus der Gewichtsentwicklung hergeleitete mittlere Jahreszuwachs kaum größer als der direkt bestimmte.

3. Es wäre möglich, daß die Pflanzen während des Jahres bisher unbekannte Substanzverluste erleiden z. B. durch Abtransport von Assimilaten in die Außenmycelien der Mykorrhizapilze, welche vom Baum mit Kohlenhydraten versorgt werden (FREY-WYSSLING 1949, S. 228, MOSER 1959) oder durch Abgabe von organischen Substanzen an den Boden (KANDLER 1951, LINSKENS und KNAPP 1955). Durch diese Stoffabgabe scheint ein großer Teil der Assimilate der Jungpflanzen verlorenzugehen. Sie dürfte Hauptursache dafür sein, daß sie nur ein Drittel ihrer Jahres-Bruttostoffproduktion für den Zuwachs verwenden können.

[1] Es wäre auch denkbar, daß bei der Umrechnung der Meßausschläge in mg CO_2/h trotz kritischer Prüfung ein systematischer Fehler vorliegt, der uns noch unbekannt ist.

Zusammenfassung

A. Gewichtsentwicklung autochthoner Zirben im Bereich der Waldgrenze bei Obergurgl (2000 m) in den ersten 50 Lebensjahren. Das Gewicht der Zirben nimmt in der Jugend jährlich um höchstens 60% zu. Mit steigendem Alter verringert sich diese Zunahme und beträgt zwischen 25 und 50 Jahren nur mehr 10%. Dieser Abfall hat vor allem 3 Ursachen:

1. Die Pflanze wirft jährlich einen Teil der alten Nadeln ab. Der dadurch entstehende Stoffverlust beträgt bis zum 25. Lebensjahr 8—15%, später jedoch 30% der Stoffproduktion. Dadurch bleibt die Gewichtszunahme der Pflanzen in rasch zunehmendem Maß hinter der Stoffproduktion zurück.

2. Die Pflanze bildet zunächst möglichst viele Assimilationsorgane aus (mehr als 50% des Gesamtgewichtes); wenn sie älter wird tritt der Stamm- und der Wurzelanteil immer stärker in den Vordergrund. Das Verhältnis atmende:assimilierende Pflanzenmasse verschiebt sich mit zunehmendem Alter zuungunsten der Stoffproduktion.

3. Die Assimilationsleistung (AL) der Nadeln steigt bis zum 25. Lebensjahr rasch bis auf 1,5 g/g × Jahr an, weil die Pflanze aus der klimatisch extremen Bodenschicht herauswächst. Im 3. Lebensjahrzehnt sinkt die AL wieder ab, weil das Licht in der immer dichter werdenden Krone stark abnimmt. Da zum gleichen Zeitpunkt beschleunigtes Höhenwachstum einsetzt, dürfte dieses eine Reaktion des Baumes auf die Lichtabnahme sein.

Der im Jahre 1955 gebildete Zuwachs der 6 Jungzirben, die im selben Jahr auf ihren Gaswechsel geprüft wurden, betrug 0,53—0,90, im Mittel 0,65 g/g Nadeln. Obwohl die Pflanzen in gleicher Umwelt standen, streut ihre individuelle Zuwachsleistung — selbst wenn man sie auf die Nadeleinheit bezieht — bis um 38% über bzw. 18% unter den Durchschnitt.

Die Gewichtszunahme ist vor allem in der Jugend im Vergleich zu anderen Coniferen aus Tieflagen äußerst gering, obwohl die Zirbe einen kräftigen Keimling bildet und im Verhältnis zum Gesamtgewicht bedeutend mehr Blätter anlegt als irgend eine andere Holzart. Das langsame Anwachsen des Körpergewichtes beruht daher auf der geringen Assimilationsleistung der Nadeln.

B. Die CO_2-Jahresbilanz 5—8jähriger autochthoner Zirben am Standort (Obergurgl, 2000 m). Vergleich der auf Grund der CO_2-Gaswechselversuche berechneten mit der direkt bestimmten Stoffproduktion. Vom Betrag der Jahres-Bruttoassimilation (7830 mg CO_2/g) werden von den oberirdischen Teilen der Pflanze am Tage 20%, in der Nacht 7% veratmet. Die Wurzeln sind mit 6% des Bruttogewinnes an der Gesamtatmung der Pflanze beteiligt. Unter Schnee, der ein halbes Jahr die Pflanzen bedeckt, verlieren sie weitere 6% oder $^1/_8$ ihres Körpergewichtes. Der

Gesamtverlust durch Atmung beträgt demnach 38% der Bruttoassimilation (Tabelle 3).

Dieser Wert stimmt mit Vergleichsangaben in der Literatur gut überein. Er schwankt im Laufe der Vegetationsperiode nur unwesentlich (Abb. 5).

Mit der im Laufe eines Jahres der Pflanze verbleibenden CO_2-Menge könnte sie pro g Nadeln rund 2,2 g Trockensubstanz aufbauen. In Wirklichkeit haben dieselben Pflanzen im gleichen Zeitraum jedoch nur 0,65 g Zuwachs erzeugt.

Der große Unterschied zwischen den beiden Werten ist überraschend, weil die besten Voraussetzungen für eine genaue Berechnung der Stoffproduktion gegeben waren. Die Jungzirben an der Waldgrenze dürften also beträchtliche Assimilatmengen an die mit ihnen zusammenlebenden Mykorrhizen abgeben.

Literatur

ÅLVIK, G.: Über Assimilation und Atmung einiger Holzgewächse im westnorwegischen Winter. Medd. Vestlandets forstlige Forsøksstat. **6**, 1—266 (1939). — AULITZKY, H.: Die Bodentemperaturverhältnisse einer zentralalpinen Hangstation beiderseits der subalpinen Waldgrenze. (Noch nicht veröffentlicht.) — BOYSEN JENSEN, P.: Die Stoffproduktion der Pflanzen. Jena: Gustav Fischer 1932. — BRUCKER, W., u. W. URBACH: Zum Kohlensäure-Fließgleichgewicht beim Gaswechsel grüner Pflanzen. Ber. dtsch. bot. Ges. **71**, 321—336 (1958). — EIDMANN, F.: Untersuchungen über die Wurzelatmung und Transpiration unserer Hauptholzarten. H. Göring-Akad. Dtsch. Forstwiss. **5**, 1—144 (1943). — FREY-WYSSLING, A.: Stoffwechsel der Pflanzen. Zürich: Büchergilde Gutenberg 1949. — HUBER, B.: Der Wärmehaushalt der Pflanzen. Naturwiss. u. Landwirtsch. **17**, 1—148 (1935). — Neue Ergebnisse der pflanzlichen Gaswechselforschung. Ber. dtsch. bot. Ges. **70**, 455—461 (1957). — KANDLER, O.: Papierchromatographischer Nachweis der Aminosäureabscheidung in vitro kultivierter Maiswurzeln. Z. Naturforsch. **6**b, 437—445 (1951). — LARSEN, P.: Vergleich der direkt bestimmten und der aus Messungen der Assimilation und Atmung errechneten Stoffproduktion einjähriger Pflanzenbestände. Planta (Berl.) **32**, 343—363 (1942). — LINSKENS, H. F., u. R. KNAPP: Über die Ausscheidung von Aminosäuren in reinen und gemischten Beständen verschiedener Pflanzenarten. Planta (Berl.) **45**, 106—117 (1955). — MÖLLER, C. M., D. MÜLLER u. J. NIELSEN: Ein Diagramm der Stoffproduktion im Buchenwald. Ber. schweiz. bot. Ges. **64**, 487—494 (1954). — MOSER, M.: Pilz und Baum. Schweiz. Z. Pilzkunde **37**, 37—53 (1959). — MÜLLER, D.: Analyse der Stoffproduktion von Gerste. Bodenkultur **5**, 129—135 (1951). — ORLOV, A. J.: The role of feeding roots of forest vegetation in enriching soils with organic matter. Pochvovedenie **6**, 14 (1955). Zit. bei OVINGTON 1957. — OSWALD, H.: Zirbenverteilung und Zuwachs in verschiedenen Pflanzengesellschaften der ökologischen Wind-Schneebedeckungsreihe. (Noch nicht veröffentlicht.). — OVINGTON, J. D.: Dry-matter production by Pinus sylvestris L. Ann. of Bot., N. s. **21**, 287—314 (1957). — PISEK, A., u. W. TRANQUILLINI: Assimilation und Kohlenstoffhaushalt in der Krone von Fichten- (Picea excelsa LINK) und Rotbuchenbäumen (Fagus silvatica L.). Flora (Jena) **141**, 237—270 (1954). — PISEK, A., u. E. WINKLER: Assimilationsvermögen und Respiration der Fichte (Picea excelsa LINK) in verschiedener Höhenlage und der Zirbe (Pinus Cembra L.) an der alpinen Waldgrenze.

Planta (Berl.) **51**, 518—543 (1958). — Polster, H.: Die physiologischen Grundlagen der Stofferzeugung im Walde. München: Bayr. Landwirtsch.-Verlag 1950. — Romell: Die Bodenventilation als ökologischer Faktor. Medd. fran. Stat. Skogsvörsöksanst. **19** (1922). Zit. bei Eidmann 1943. — Romose, V.: Ökologische Untersuchungen über Homalothecium sericeum, seine Wachstumsperioden und seine Stoffproduktion. Dansk bot. Ark. **10**, 1—138 (1940). — Rutter, A. J.: Studies in the growth of young plants of Pinus sylvestris L. I. The annual cycle of assimilation and growth. Ann. of Bot., N. s. **21**, 399—426 (1957). — Simonis, W.: CO_2-Assimilation und Stoffproduktion trocken gezogener Pflanzen. Planta (Berl.) **35**, 188—224 (1947). — Tamm, E., u. G. Krzysch: Beobachtungen des Wachstumsfaktors CO_2 in der Vegetationszone. Z. Acker- u. Pflanzenbau **107**, 275—300 (1959). — Tranquillini, W.: Der Ultrarot-Absorptionsschreiber im Dienste ökologischer Messungen des pflanzlichen CO_2-Umsatzes. Ber. dtsch. bot. Ges. **65**, 102—112 (1952). — Standortsklima, Wasserbilanz und CO_2-Gaswechsel junger Zirben (Pinus Cembra L.) an der alpinen Waldgrenze. Planta (Berl.) **49**, 612—661 (1957). — Die Stoffproduktion der Zirbe (Pinus Cembra L.) an der Waldgrenze während eines Jahres. I. Standortsklima und CO_2-Assimilation. Planta (Berl.) **54**, 107—129 (1959). — Walter, H.: Standortslehre. Stuttgart: Ulmer 1951.

Univ.-Doz. Dr. Walter Tranquillini,
Forschungsstelle für Lawinenvorbeugung, Innsbruck (Österreich),
Wilhelm-Greil-Straße 9

Planta 54, 152—161 (1959)

Aus dem Max-Planck-Institut für Züchtungsforschung,
Erwin-Baur-Institut, Köln-Vogelsang

UNTERSUCHUNGEN ÜBER DIE GESTEIGERTE FLAVONOIDPRODUKTION IN PHASEOLUS-ARTBASTARDEN (*PHASEOLUS VULGARIS* × *PHASEOLUS COCCINEUS*)

Von

PAUL SCHWARZE

Mit 1 Textabbildung

(Eingegangen am 8. August 1959)

Bastarde zwischen *Phaseolus vulgaris* und *Phaseolus coccineus* wurden von LAMPRECHT (1940, 1948), GEERTS (1949) und RUDORF (1954) hergestellt und insbesondere unter morphologischen und genetischen Gesichtspunkten bearbeitet. GEERTS bezog die Histologie der Bastarde und einige ihrer Stoffwechselmerkmale ein. Ausgedehnte chemisch-physiologische Untersuchungen, die sich in erster Linie mit der Analyse des Stoffwechsels und des chemischen Aufbaues gehemmter Bastarde befassen, wurden von SCHWARZE (1954 und unveröffentlichte Versuche) durchgeführt. Die neben normal entwickelten Bastarden auftretenden Zwerge enthalten wenig Chlorophyll, ihr Eiweißspiegel (Eiweiß-N/löslicher N) liegt tiefer, der Gehalt an Peroxydase und Polyphenoloxydase ist vermehrt und das Verhältnis Ribonucleinsäure/Desoxyribonucleinsäure zugunsten der letzteren verschoben. Kennzeichnend für die gestörten Bastarde ist ferner ein niedriger Gehalt an sekundären Stoffen (Flavonoiden und einfachen Phenylpropanderivaten z. B.) und das Ausbleiben der Lignifizierung. β-Indolessigsäure und ihre Muttersubstanz Tryptophan werden durch gehemmte Bastarde rascher und anders als durch normale Bastarde abgebaut.

Die vorliegende Arbeit untersucht den in den Blättern der Bastarde enthaltenen Flavonoidkomplex. Beobachtungen bei den vorausgehenden Untersuchungen hatten ergeben, daß er sich hinsichtlich Art und Menge der Komponenten von den in den Elternarten vorliegenden Flavonoidgemischen wesentlich unterscheidet.

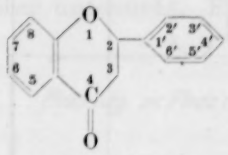
Material und Methoden

Die für die Untersuchungen benutzten Pflanzen hat Herr Prof. RUDORF aus seinem Zuchtmaterial freundlichst zur Verfügung gestellt.

Kreuzungspartner waren die Sorte „Abessinische Auslese" von *Phaseolus vulgaris* und Selbstungslinien der Sorte „Weiße Riesen" von *Phaseolus coccineus*. Bei allen Bastarden handelt es sich um Kreuzungen mit *Phaseolus vulgaris* als

Mutter und *Phaseolus coccineus* als Vater. Für die Untersuchungen wurden gleichalte Blätter von unter gleichen Bedingungen im Gewächshaus kultivierten Pflanzen benutzt.

Unter Flavonoiden werden in dieser Arbeit C_6-C_3-C_6-Verbindungen mit dem Benzo-γ-pyronring verstanden (Schema 1). Die zum Nachweis benutzten Methoden erfassen nur solche Vertreter, die am C-Atom 3 eine Doppelbindung und an den C-Atomen 3 und 5 oder an einem von beiden Hydroxylgruppen tragen.



Schema 1. Grundstruktur der Flavonoide

Die Flavonoide wurden mit Methanol oder salzsaurem Methanol aus frischen Blättern ausgezogen. Die Trennung der in den Auszügen enthaltenen Flavonoide wurde mit Hilfe der zweidimensionalen Papierchromatographie vorgenommen. Lösungsmittel für die erste Dimension war das System Butanol-Eisessig-Wasser (4:1:5), für die zweite Dimension 5%ige Essigsäure (v:v). Zur Erkennung der Flavonoide auf dem Papier wurden ihre Färbung vor und nach Bedampfen mit Ammoniak im Tages- und UV-Licht sowie die Reaktionen mit Aluminiumchlorid und Berylliumnitrat herangezogen (Näheres bei Hänsel 1959, Angaben über die Beryllium-Reaktion bei Brune 1954).

Die einzelnen, in Form von Glykosiden vorliegenden Flavonoide konnten noch nicht identifiziert werden. Daß es sich um verschiedene Vertreter handelt, die sich irgendwie in ihrer Struktur unterscheiden, geht aus den unterschiedlichen R_f-Werten hervor. Sie werden in dieser Arbeit lediglich an Hand der R_f-Werte in den beiden Lösungsmittelsystemen charakterisiert.

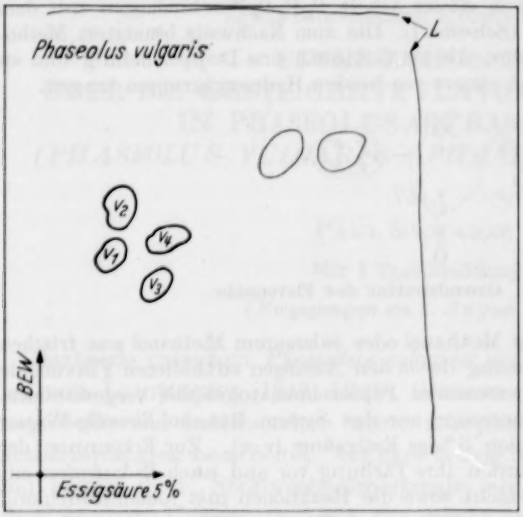
Ergebnisse und Diskussion

Die Blätter von *Phaseolus vulgaris* (Sorte „Abessinische Auslese") enthalten 4 Flavonoide; die gleiche Anzahl von Flavonoiden, die jedoch nicht mit denen der erstgenannten Art identisch sind, führt *Phaseolus coccineus* (Selbstungslinie 2/1 der Sorte „Weiße Riesen"). Auf den Chromatogrammen des Bastards finden sich 12 verschiedene Flavonoide, von denen — bis auf die für diese Technik üblichen Abweichungen — 4 die R_f-Werte der mütterlichen und 4 die R_f-Werte der väterlichen Flavonoide zeigen. Die 4 weiteren Bastardflavonoide lassen keine Beziehungen zu den Flavonoiden der Elternarten erkennen.

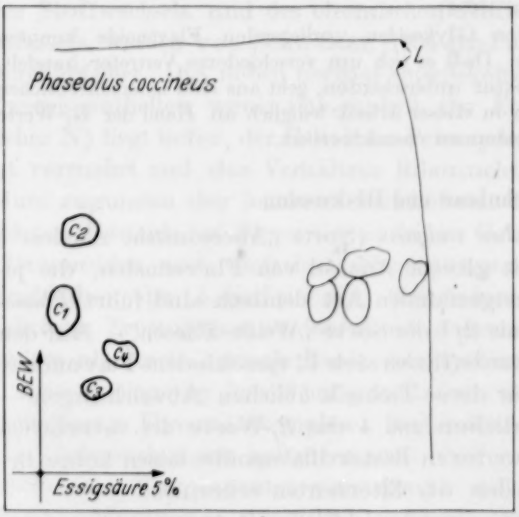
Von den beiden Elternarten wurden je 5, vom Bastard 10 Chromatogramme aus ebenso vielen verschiedenen Blattextrakten hergestellt. Alle Wiederholungen ergaben das gleiche Bild (Abb. 1). Die in der Tabelle 1 zusammengefaßten R_f-Werte sind Durchschnitte aus den Einzelwerten von je 5 bzw. 10 Chromatogrammen.

Bei anderen Bastarden wurden bis zu 14 verschiedene Flavonoide festgestellt, 8 Elternflavonoide und 6 Bastardflavonoide. Es scheint

eine Beziehung zwischen Zahl und Mengenverhältnis der von den Bastarden gebildeten Flavonoide einerseits und der für die Kreuzungen benutzten Selbstungslinien von *Phaseolus coccineus* andererseits zu bestehen. Über diesbezügliche Untersuchungen, die noch nicht abgeschlossen sind, wird später berichtet.



a



b

Abb. 1 a—c. Chromatogramme von *Phaseolus*-Blattextrakten. v_1—v_4 Flavonoide von *Phaseolus vulgaris*, auch im Bastard vorkommend. c_1—c_4 Flavonoide von *Phaseolus coccineus*, auch im Bastard vorkommend. B_1—B_4 nur im Bastard vorkommende Flavonoide. ⊙ Startpunkt. *L* Lösungsmittelfront. Extrakt: Blattfrischsubstanz im Verhältnis 1:1,5 mit Extraktionsmittel im Mörser verrieben, Suspension zentrifugiert und 30 mm³ aufgetragen. Papier: Schleicher & Schüll Nr. 2043b, 28 × 30 cm. Aufsteigende Methode

Junge Blätter und Blätter mittleren Alters sind reicher an Flavonoiden als ältere Blätter. Die kleinere Zahl von Flavonoiden in alten Blättern dürfte darauf beruhen, daß bei gleichstarker Verminderung der Konzentration aller Komponenten die in geringer Menge vorliegenden unter die Erfassungsgrenze der Methode fallen, also mit den angewandten Reaktionen nicht mehr nachzuweisen sind.

Zwischen normalen Bastarden, auf die sich die mitgeteilten Befunde beziehen, und gestörten Formen besteht kein grundsätzlicher Unterschied, nur ist bei letzteren die Konzentration aller Flavonoide geringer, was auf den Chromatogrammen in kleineren und weniger intensiven Flecken zum Ausdruck kommt. Das Fehlen einiger Flavonoide

dürfte wiederum nicht auf eine völlige Unterbindung der Synthese, sondern darauf zurückzuführen sein, daß die gebildeten Mengen von der Methode nicht mehr erfaßt werden. Die Möglichkeit, daß die Flavonoide bei den gestörten Bastarden einem stärkeren Abbau unterliegen, hat sich jedoch noch nicht ausschließen lassen.

Die auf den Chromatogrammen (Abb. 1) markierten unbezeichneten Stoffe sind noch nicht näher untersucht. Fluorescenz, R_f-Werte und chemische Reaktionen sprechen dafür, daß es sich um Derivate des Phenylpropans (Kaffeesäure, Chlorogensäure und ihre Ester), also um C_6-C_3-Körper handelt. Über das Vorkommen derartiger Stoffe in *Phaseolus vulgaris* hat unlängst HERZMANN (1958) berichtet. Bei den Bastarden ist wiederum eine Häufung dieser Stoffe festzustellen.

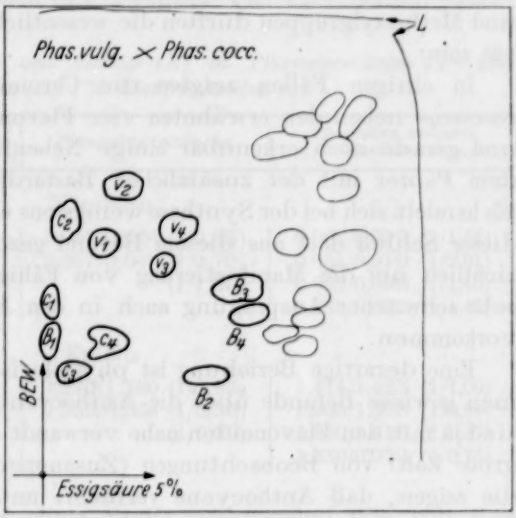


Abb. 1 c

Wenn auch nicht die einzelnen Flavonoide identifiziert werden konnten, so wurde doch der Frage nachgegangen, wie ihre Formenmannigfaltigkeit zustande kommt. Die Flecken auf den Chromatogrammen zeigen Glykoside an. Spaltet man vor dem Chromatographieren den Zucker ab, indem man

Tabelle 1. *R_f-Werte der Phaseolus-Flavonoide*

Nr.	*Phaseolus vulgaris*		*Phaseolus coccineus*		*Phaseolus vulgaris* × *Phaseolus coccineus*	
	BEW	Essigsäure	BEW	Essigsäure	BEW	Essigsäure
v_1	0,50	0,18			0,50	0,18
v_2	0,61	0,21			0,62	0,21
v_3	0,42	0,32			0,43	0,33
v_4	0,53	0,35			0,53	0,36
c_1			0,38	0,04	0,38	0,03
c_2			0,54	0,10	0,53	0,08
c_3			0,22	0,12	0,23	0,11
c_4			0,31	0,23	0,31	0,21
B_1					0,30	0,02
B_2					0,23	0,45
B_3					0,39	0,54
B_4					0,34	0,56

die Extrakte mit Säure erhitzt, so findet man mit den angegebenen Nachweismethoden nur die freien Flavonoide, die Aglykone der Glykoside, wieder. Man dürfte nur ein Flavonoid finden, wenn die Formenmannigfaltigkeit durch den Zucker, d.h. die Art des Moleküls und seine Stellung am Flavonoidmolekül, dafür verantwortlich wäre. Es erscheinen jedoch bei den Eltern und den Bastarden jeweils mehrere Aglykone. Die variable Komponente der Glykoside ist also in erster Linie der Flavonoidanteil. Zahl und Stellung von Hydroxyl- und Methoxylgruppen dürften die wesentliche Ursache dieser Variabilität sein.

In einigen Fällen zeigten die Chromatogramme von *Phaseolus coccineus* neben den erwähnten vier Flavonoiden in winzigster Menge und gerade noch erkennbar einige Nebenflavonoide, deren Lage auf dem Papier mit der zusätzlicher Bastardflavonoide übereinstimmte. Es handelt sich bei der Synthese wenigstens einiger Bastardflavonoide — dieser Schluß darf aus diesem Befund gezogen werden — also offensichtlich um die Manifestierung von Fähigkeiten, die latent oder in sehr schwacher Ausprägung auch in den Eltern oder in einem Elter vorkommen.

Eine derartige Beziehung ist physiologisch gut zu verstehen, wenn man gewisse Befunde über die Anthocyanbildung — die Anthocyane sind ja mit den Flavonoiden nahe verwandt — heranzieht. Es gibt eine große Zahl von Beobachtungen (Zusammenfassung bei BLANK 1958), die zeigen, daß Anthocyane vermehrt unter abnormen äußeren Bedingungen gebildet werden. Bei den *Phaseolus*-Bastarden sind nun nicht die äußeren, sondern die inneren Bedingungen abnorm. Das *Phaseolus-vulgaris*-Plasma steht unter dem Einfluß der artfremden *Phaseolus-coccineus*-Kerngene. Die Reaktionen dieses Plasmas werden andere sein, als wenn es mit dem *Phaseolus-vulgaris*-Kern, auf den es abgestimmt ist, zusammenwirkt. Die Beeinflussung ist so stark, daß man dies dem Plasma der Bastarde sogar ansehen kann. Tabelle 2 gibt einen Ausschnitt aus Fraktionierungsversuchen wieder. Durch Zentrifugieren wurden bei Bastarden und Elternarten die Plasmapartikeln vom nichtpartikulären Grundplasma getrennt. In beiden Fraktionen wurden der Nucleinsäure- und der Eiweißgehalt bestimmt (SCHWARZE 1959): Das Verhältnis Partikel-Nucleinsäure/Grundplasma-Nucleinsäure der Bastarde ist dem von *Phaseolus vulgaris* ähnlicher als dem von *Phaseolus coccineus*. Anders ist es mit dem Eiweiß; hier kommen die Bastarde dem väterlichen Plasma näher als dem mütterlichen.

Die Zellorganelle und zweifellos auch die Grundplasmafraktionen sind Träger verschiedener Stoffwechselteilgebiete, wie man aus der unterschiedlichen Enzymausstattung, die man in ihnen festgestellt hat,

schließen muß. Eine Verschiebung der Fraktionen, die wahrscheinlich in Konkurrenzbeziehungen zueinander stehen, wird sicherlich den Stoffwechsel nachhaltig beeinflussen.

Auf allen Chromatogrammen, solche ganz junger Blätter ausgenommen, finden sich neben den Flavonoiden eine Reihe von einfachen Phenylpropanderivaten, also Stoffe, die aus einem aromatischen Ring mit angehefteter 3-C-Kette bestehen. Diese Beobachtungen zeigen, daß sich in älteren Blättern, wenn eine Synthese von Flavonoiden sicher-

Tabelle 2. *Nucleinsäure (NS) und Eiweiß (E) in Plasmapartikeln (P) und Grundplasma (G) (% Blattfrischsubstanz)*

Versuch	*Phaseolus vulgaris*	*Phaseolus coccineus*	*Phaseolus vulgaris* × *Phaseolus coccineus*
		NS_P/NS_G	
1	0,042/0,106 (1/2,52)	0,047/0,026 (1/0,55)	0,065/0,099 (1/1,52)
2	0,047/0,076 (1/1,62)	0,067/0,047 (1/0,70)	0,051/0,010 (1/2,01)
3	(1/3,50)	(1/1,00)	0,062/0,086 (1/1,40)
4			0,039/0,057 (1/1,47)
		E_P/E_G	
1	1,125/2,196 (1/1,95)	1,270/1,180 (1/0,93)	1,414/1,423 (1/1,00)
2	1,234/1,690 (1/1,37)	1,559/0,558 (1/0,36)	1,606/1,508 (1/0,94)
3	(1/1,46)	(1/0,80)	1,850/1,619 (1/0,87)
4			1,330/0,974 (1/0,73)

lich nicht mehr stattfindet, diese Stoffe ansammeln. Wie läßt sich dieser Befund mit unseren Vorstellungen über die Synthese des Flavonoidskelets in Einklang bringen

Das Flavonoidmolekül ist ein heterogenes Gebilde. Es setzt sich aus dem aromatischen Ring A und dem Ring B mit angehefteter 3-C-Kette zusammen. Die Unterscheidung dieser beiden Komponenten ist nicht formaler Natur, sondern wird durch die Biogenese des Flavonoidmoleküls gerechtfertigt, die für den Fall des Quercetins von einer kanadischen Arbeitsgruppe (Underhill, Watkin u. Neish 1957, Watkin, Underhill u. Neish 1957) in wesentlichen Zügen aufgeklärt werden konnte. Die Synthese der zweiten Komponente dürfte nach dem Shikimisäure-Schema vor sich gehen, d. h. aus einem Zucker mit 7 C-Atomen, der im Zuckerstoffwechsel entsteht, wird Shikimisäure gebildet, und diese geht in einen aromatischen Ring mit anhaftender 3-C-Kette über. Der Ring A kommt dadurch zustande, daß Essigsäurereste, die primär natürlich ebenfalls aus Zucker entstehen, aneinander geheftet werden. Es entsteht eine Kette mit 6 C-Atomen, die sich zum Ring schließt, und dieser wird schließlich aromatisiert.

Beide Synthesen sind Grundprozesse des Stoffwechsels. Nach dem Shikimisäure-Schema werden die aromatischen Aminosäuren Phenylalanin, Tyrosin und Tryptophan gebildet, ferner die Ligninbausteine und zahlreiche andere Phenylpropanderivate, die wir in der Pflanze antreffen. Kaffeesäure, Chlorogensäure und die verschiedenen Cumarsäuren gehören zur letztgenannten Gruppe.

Durch Essigsäurekondensation baut die Zelle die Fettsäuren, die zahlreichen Terpenoide und bestimmte aromatische Stoffe auf.

Die für den Stoffwechsel wichtigsten Stoffe, die nach dem Shikimisäure-Schema synthetisiert werden, sind zweifellos die aromatischen Aminosäuren, die als Eiweißbausteine unentbehrlich für Aufbau und Funktion des Protoplasmas sind. Die Ligninbausteine und vor allem die vielen anderen Phenylpropanderivate müssen als Nebenprodukte des Stoffwechsels angesehen werden, was nicht ausschließt, daß der eine oder andere Vertreter nachträglich Bedeutung für die Entwicklung der Pflanzen erlangt hat. Das trifft besonders für das Lignin und möglicherweise für einige Cumarsäuren zu.

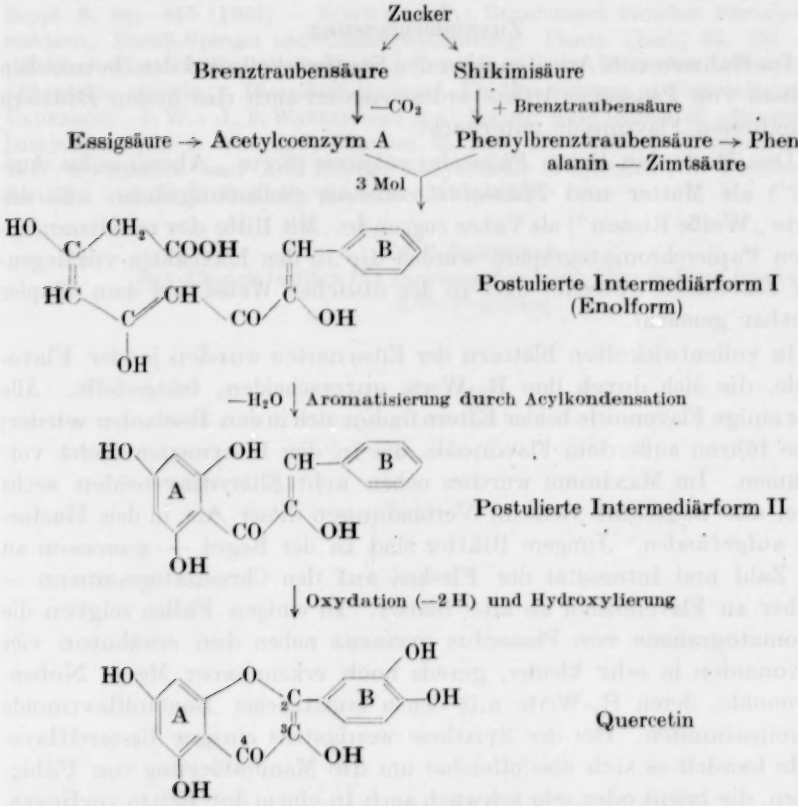
Für die Zelle unentbehrliche Produkte der Essigsäurekondensation sind die Fettsäuren, bestimmte Carotine und Phytosterine, während die Mehrzahl der Terpenoide — ätherische Öle, Harze, Kautschuk, Saponine — als Nebenprodukte der Synthese dieser Stoffe angesehen werden müssen.

In einer bestimmten Phase der Entwicklung laufen offenbar beide Grundprozesse in der Synthese des Flavonoidgerüstes zusammen, d. h., es werden Phenylpropanderivate durch den Mechanismus der Essigsäurekondensation ergänzt. Eine Reihe von Beobachtungen läßt sich so auslegen, daß dies in jungen Blättern der Fall ist, wenn aus irgendeinem Grund der Mechanismus der Essigsäurekondensation nicht durch andere Synthesen beansprucht wird. Wird er für andere Synthesen eingesetzt und läuft die Bildung von Phenylpropanderivaten weiter, so kommt es zu deren Anhäufung in den Blättern. Das Zusammenwirken beider Mechanismen gibt in der Formelsprache des Chemikers das Schema 2 wieder.

Die mitgeteilten Befunde zeigen, daß sich das Luxurieren von Bastarden auch im Stoffwechsel bemerkbar macht. Die Bastarde bilden mehr Flavonoide und eine größere Anzahl von Typen als jeder der beiden Eltern und sogar als beide Eltern zusammen.

Wir wissen nicht, ob die Flavonoide eine Rolle im Stoffwechsel spielen und welche Funktion ihnen gegebenenfalls zukommt. Sicher ist aber, daß sie in der Menge und Formenmannigfaltigkeit, wie sie bei den Bohnen, insbesondere bei den Bastarden vorkommen, nicht lebensnotwendig sind. Das *Phaseolus-vulgaris*-Plasma wird unter dem Ein-

fluß der Gene von *Phaseolus coccineus* also gezwungen, mehr nutzlose Verbindungen zu synthetisieren. Es wird mehr Stoff und mehr Energie für ihre Bildung verwendet und von anderen Haupt- und Grundreaktionen abgezogen. Wir haben keinen Grund anzunehmen, daß sich diese Erscheinung auf die Flavonoide der Bastarde beschränkt.



Schema 2. Vermutlicher Weg der Biosynthese des Quercetins (nach WATKIN, UNDERHILL u. NEISH 1957)

Die Evolution der Organismen besteht in der Auslese von Stoffwechselvarianten, die in einer bestimmten Umwelt lebens- und konkurrenzfähig sind. Äußerste Ökonomie des Stoffwechsels und vollkommene Regulierbarkeit sind bei der Evolution keine Auslesepinzipien. Begünstigt werden Stoffwechselmutanten mit positivem Selektionswert sein, aber auch Mutanten mit Stoffwechselmerkmalen, die für den Kampf ums Dasein weder förderlich noch hinderlich sind, werden erhalten bleiben. Die Ökonomie des Stoffwechsels darf aber sicherlich nicht zu weit unterschritten werden. Möglicherweise ist das

bei den *Phaseolus*-Bastarden der Fall, bei denen das *Vulgaris*-Plasma unter dem Zwang fremder Gene nutzlose Stoffe vermehrt bilden muß. Es müßte einmal geprüft werden, ob eine schwerwiegende negative Eigenschaft der Bastarde, ihre Sterilität, mit dieser Erscheinung in ursächlichem Zusammenhang steht.

Zusammenfassung

Im Rahmen von Arbeiten über den Stoffwechsel und den chemischen Aufbau von *Phaseolus*-Artbastarden wurden auch die in den Blättern enthaltenen Flavonoide untersucht.

Den Bastarden liegen *Phaseolus vulgaris* (Sorte „Abessinische Auslese") als Mutter und *Phaseolus coccineus* (Selbstungslinien aus der Sorte „Weiße Riesen") als Vater zugrunde. Mit Hilfe der zweidimensionalen Papierchromatographie wurden die in den Extrakten vorliegenden Flavonoide getrennt und in der üblichen Weise auf dem Papier sichtbar gemacht.

In vollentwickelten Blättern der Elternarten wurden je vier Flavonoide, die sich durch ihre R_f-Werte unterscheiden, festgestellt. Alle oder einige Flavonoide beider Eltern finden sich in den Bastarden wieder; diese führen außerdem Flavonoide, die in den Elternarten nicht vorkommen. Im Maximum wurden neben acht Elternflavonoiden sechs neue, also insgesamt vierzehn Verbindungen dieser Art in den Bastarden aufgefunden. Jüngere Blätter sind in der Regel — gemessen an der Zahl und Intensität der Flecken auf den Chromatogrammen — reicher an Flavonoiden als alte Blätter. In einigen Fällen zeigten die Chromatogramme von Phaseolus *coccineus* neben den erwähnten vier Flavonoiden in sehr kleiner, gerade noch erkennbarer Menge Nebenflavonoide, deren R_f-Werte mit denen zusätzlicher Bastardflavonoide übereinstimmten. Bei der Synthese wenigstens einiger Bastardflavonoide handelt es sich also offenbar um die Manifestierung von Fähigkeiten, die latent oder sehr schwach auch in einem der Eltern vorliegen. Die Ursachen dieser Manifestierung werden diskutiert.

Die Flavonoide treten in Form von Glykosiden auf. Da die Hydrolyse des Glykosidgemisches eine Reihe von Aglykonen ergibt, müssen die Differenzen zwischen den Glykosiden in erster Linie durch unterschiedliche Aglykone bedingt sein.

Literatur

BRUNE, W.: Über die Farbreaktionen von Flavonoiden mit Berylliumionen. Naturwiss. **41**, 373—374 (1954). — GEERTS, S. J.: Orienterend onderzoek over de reuzen- en dwergplanten in F_1 en volgende generaties van *Phaseolus vulgaris L.* × *Phaseolus multiflorus* LAM. Groningen-Batavia: J. B. Wolter 1949. — HÄNSEL, R.: Zellsaftlösliche Pigmente (Anthocyane und Flavonoide). In: Papierchromato-

graphie in der Botanik. Herausgeb. H. F. Linskens. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer 1959. — Lamprecht, H.: Die Artgrenze zwischen *Phaseolus vulgaris* L. und *multiflorus* Lam. Hereditas (Lund) **27**, 51—175 (1941). — Zur Lösung des Artproblems. Neue und bisher bekannte Ergebnisse der Kreuzung *Phaseolus vulgaris* L. × *coccineus* L. und reziprok. Agric. Hort. Genet. **6**, 87—145 (1948). — Rudorf, W.: Neue Beobachtungen an Bastarden von *Phaseolus vulgaris* L. × *Phaseolus multiflorus* Lam. und *Ph. multiflorus* × *Ph. vulgaris*. Carylogia (Pisa) Suppl. **6**, 844—845 (1954). — Schwarze, P.: Beziehungen zwischen Peroxydasereaktion, Eiweiß-Spiegel und Chlorophyllbildung. Planta (Berl.) **44**, 491—502 (1954). — Über die Fraktionierung des Protoplasmas von Phaseolus-Artbastarden (*Phaseolus vulgaris* × *Phaseolus coccineus*). Veröffentlichung in Vorbereitung. — Underhill, E. W., J. E. Watkin and A. C. Neish: Biosynthesis of quercetin in buckwheat. Part I. Canad. J. Biochem. **35**, 219—228 (1957). — Watkin, J. E., E. W. Underhill and A. C. Neish: Biosynthesis of quercetin in buckwheat. Part II. Canad. J. Biochem. **35**, 229—237 (1957).

Dr. P. Schwarze,
Max-Planck-Institut für Züchtungsforschung (Erwin-Baur-Institut)
Köln-Vogelsang

Planta 54, 162—171 (1959)

Aus dem ehemaligen Max-Planck-Institut für Bastfaserforschung, Köln-Vogelsang

ÜBER DAS EIWEISS DER BASTFASERN

Von

MAX LÜDTKE

(Eingegangen am 26. August 1959)

Einleitung

Die Anwesenheit stickstoffhaltiger Substanz in Pflanzenfasern ist seit langem bekannt. Man nimmt allgemein an, daß der größte Teil des Stickstoffs, aus Basfasern, Samenhaaren und Holzzellen reifer Pflanzen dem im Lumen eingetrockneten Plasmaeiweiß zugehört.

Flachsfasern besitzen 0,34—0,88% Stickstoff[8,19,36]; für Hanffasern lautet ein Wert 0,30% N [19]. Den Stickstoffgehalt gerösteter Fasern von *Corchorus*arten beziffert BETRABET[3] mit 0,16—0,23% und den von Rohfasern einiger *Hibicus*-arten mit 0,14—0,32%.

Multipliziert man diese Werte mit 6,25, so ergeben sich die ungefähren Eiweißgehalte. Sie sind in den reifen Fasern nach dem Dickenwachstum geringer als in den sich streckenden Zellen ohne Sekundärwand[26,34,38]. Cambiumzellen von Coniferen enthielten etwa 21% Protein[2].

Ob die Fasern einjähriger Pflanzen mehr Eiweiß führen als diejenigen aus vieljährigen Geweben, weil letzteren die stickstoffhaltige Substanz nach Erfüllung ihrer Aufgabe mehr oder weniger entzogen wurde, geht aus den vorliegenden Zahlen nicht mit Sicherheit hervor.

In den genannten Analysen wurde nur der Gesamtstickstoff bestimmt, der verschiedenen Quellen entstammen und dessen Wert je nach Vorbehandlung verschieden hoch ausfallen kann. So ist z. B. auf Flachs- und Hanfbast (auch geröstet) Chlorophyll anzutreffen.

Die Flüssigkeiten der totalen Hydrolyse von Baumwollhaaren, von Kiefern- und Buchenholz wiesen nach HATANO und SOBUE[14] Cystin, Arginin, Asparagin, Alanin, Tryptophan, Asparagin- und Glutaminsäure auf. CATLETT u. Mitarb.[6] fanden in dem Innenschlauch von Baumwollhaaren, der durch gekühlte 72%ige Schwefelsäure isoliert worden war, Glutaminsäure, Asparaginsäure, Valin und Alanin; unsicher war der Nachweis von Serin und Arginin. Ebenfalls nach Hydrolyse fand SANYAL[28] in Jutefasern Asparaginsäure, Glutaminsäure, Glykokoll, Alanin, Valin und Isoleucin. Alle diese Aminosäuren waren papierchromatographisch ermittelt worden.

Ein anderer Weg, weitere Kenntnis über das Fasereiweiß zu erlangen und damit auch über den Ort der Ablagerung, führt über die Isolierung dieses Körpers zur Ermittlung seiner Eigenschaften. Bekannt ist, daß heiße alkalische Laugen Fasereiweiß teilweise extrahieren. TSCHILIKIN[36] z. B. machte Angaben über die in alkalischen Bäuchlaugen von Flachs und Baumwolle befindliche stickstoffhaltige Substanz. Ihre Entfernung

aus der Faser ist notwendig, weil sie zur Vergilbung beiträgt, bei der Behandlung mit chlorhaltigen Mitteln Chlor aufnimmt[8,18] und spätere Prozesse der Veredlung und Umwandlung stören kann. MICHEEL und REICH[24] beobachteten eine stickstoffhaltige Abscheidung in der Acetolysenflüssigkeit von Baumwollhaaren (etwa 0,3%) und von Ramiebast*.

Versuche

In dieser Untersuchung wird nun gezeigt, daß die Eiweißsubstanz schon bei Zimmertemperatur mit schwach sauren Chloritlösungen (p_H 4—5) den Fasern weitgehend entzogen werden kann, allerdings unter teilweisem Abbau.

Man schließt die Baste oder Pflanzenhaare z. B. mit 0,5—0,75%iger Natriumchloritlösung vom p_H 4,0, mit Essigsäure eingestellt, bei 20°, 50° oder 100° auf, wozu 32 Tage, 24 Std oder 2 Std nötig sind[20] (Hölzer mit Lösungen bis zu 2,5% Natriumchloritgehalt, je nach Ligninmenge), Flottenverhältnis 1:50 bis 1:100, filtriert die gebrauchte Chloritlösung durch ein Glasfilter und gießt die klare Lösung in dünnem Strahl in die gleiche bis doppelte Menge Aceton. Hierbei fällt ein flockiger, weißer bis grauer Körper aus, der sich allmählich absetzt und durch Zentrifugieren gewonnen, durch Waschen mit Aceton und Äther gereinigt werden kann. Er wird im Exsiccator über Phosphorpentoxyd getrocknet. Dieser Körper enthält neben Asche und Kohlenhydraten eine stickstoffhaltige Substanz, wie durch den Kjeldahl-Aufschluß gezeigt werden kann. Er ließ sich aus allen Bastfasern, auch aus Baumwollhaaren und Hölzern gewinnen, allerdings in unterschiedlichen Mengen. Ein Teil der stickstoffhaltigen Substanz bleibt in der Chloritlösung; das ausgefällte Produkt zeigt keine Millon-Reaktion mehr.

Tabelle 1. *Ausbeuten an Acetonfällungsprodukt aus Chlorit-Aufschlußlösungen* Bastfasern in ganzen Strängen benutzt

	% Acetonfällungsprodukt, bezogen auf		
	Ausgangsmaterial	Holocellulose	Aufschlußverlust
Boehmeria nivea, Bast, China	2,51	2,84	21,46
Linum usitatissimum, Grünflachs	3,08	3,83	15,86
Cannabis sativa, Grünhanf, türk.	3,07	3,70	18,11
Corchorus capsularis, Jutebast, Indien . .	0,59	0,63	11,47
Hibiscus cannabinus, Kenafbast	2,16	2,47	17,30
Agave sisalana, Sisalfaser, Brasilien, Corona	0,43	0,45	8,65
Zum Vergleich:			
Fichtenholz, gemahlen	2,65	4,56	6,34
Rotbuchenholz, gemahlen	1,29	1,97	3,68
Baumwolle, Linters, roh	1,33	1,55	9,14

* HESS, K., C. TROGUS, L. AKIM, I. SAKURADA: Ber. Dtsch. chem. Ges. **64**, 408 bis 427 (1931), bestimmten den Stickstoffgehalt von Ramierohbast nach verschiedener Behandlung in allen Fällen zu rund 2,5%. Hier scheint ein Irrtum vorzuliegen.

Tabelle 1 gibt die Ausbeuten, auf Ausgangsmaterial, auf Holocellulose und auf Aufschlußverlust berechnet, wieder. Bei den ungerösteten Bastfasern sind es 2—3%, die Jutefaser zeigt nur 0,59% und die mit der Corona-Maschine unter Wasserdruck ausgearbeitete Sisalfaser nur 0,43% Fällungsprodukt. Zum Vergleich wurden Baumwolllinters sowie gemahlenes Buchen- und Fichtenholz mitgeprüft. Von dem prozentualen Aufschlußverlust konnten auf diese Weise bei den Bastfasern 8—21%, bei den anderen Faserstoffen weniger Substanz zurückgewonnen werden (Tabelle 1, Spalte 3).

Die anorganische Substanz, als Asche gemessen, beträgt 7—31% der Acetonfällung (Tabelle 2). Daneben sind die Aschengehalte in den

Tabelle 2. *Asche und Stickstoff in den Rohbasten, Holocellulosen und Acetonfällungsprodukten, aschefrei ber.*, Ausgangsmaterialien wie in Tabelle 1

	% Asche in			% Stickstoff in		
	Ausgangsmaterial	Holocellulose	Acetonfällung	Ausgangsmaterial	Holocellulose	Acetonfällung
Boehmeria . .	3,33	1,29	7,88	0,29	0,014	1,12
Linum	5,30	1,32	22,68	0,93	0,070	1,86
Cannabis . . .	6,44	1,65	30,99	0,88	0,013	1,71
Corchorus . . .	1,91	2,35	21,24	0,27	0,049	1,13
Hibiscus . . .	4,83	1,23	30,56	0,25	0,044	0,52
Agave.	0,82	1,63	23,82	0,15	0,095	0,61
Zum Vergleich						
Fichtenholz	0,45	1,69	7,83	0,23	0,010	0,09
Buchenholz	0,37	1,41	19,10	0,13	0,015	0,15
Baumwolle[15]	1,57	0,23	25,95	0,42	0,021	0,83

Ausgangsmaterialien und in den Holocellulosen aufgeführt. Letztere sind hauptsächlich durch die anwesenden, zum Teil neu entstandenen Carboxylgruppen bedingt. So kommt es, daß die Ausgangsmaterialien mit niedrigem Aschengehalt, wie Sisalfaser, Fichten- und Buchenholz in der Holocellulose darüber hinausgehende Werte zeigen, Werte, die mit denen der übrigen Fasern etwa auf gleicher Höhe liegen. Dieser Umstand geht auf die an Hemicellulosen neu entstandenen COOH-Gruppen, die von den Kationen der Aufschlußmittel besetzt werden, zurück. Nur die Holocellulose der Baumwolle macht eine Ausnahme, denn ihr Carboxylgehalt ist gegenüber dem von Holzzellstoffen und Bastfasern auch nach dem Aufschluß in Anbetracht ihres geringen Hemicellulosegehalts sehr niedrig, wie früher schon gezeigt wurde[21, 22].

Tabelle 2 gibt weiter den Stickstoffgehalt in dem Acetonfällungsprodukt, im Ausgangsmaterial und in der Holocellulose der einzelnen Faserarten wieder. Die Stickstoffkomponente ist in dem Fällungsprodukt gegenüber den anderen beiden Materialien stark angereichert,

aber nicht quantitativ darin enthalten; ein Teil bleibt in der Chloritflüssigkeit und ein kleiner Rest in der Holocellulose. Dieser läßt sich nach RIDGE[27] aus Baumwolle auch durch 10stündiges Kochen mit 2%iger Natronlauge nicht entfernen. Eigene Versuche hatten folgendes Ergebnis:

Rohlinters	0,42% N
Nach der Behandlung mit 0,5%iger NaOH 24 Std 50°, 1 g Faser in 30 ml Lauge	0,21% N
Nach der Behandlung mit 3%iger NaOH 24 Std 50°, 1 g Faser in 30 ml Lauge	0,12; 0,11% N
Nach der Behandlung mit 0,5%iger Natriumchloritlösung, 24 Std 50°, 1 g Faser in 50 ml	0,021% N

Die Natriumchloritlösung hat also unter sehr milden Bedingungen weit mehr Stickstoffsubstanz herausgenommen als die Natronlauge. Es ist anzunehmen, daß letztere gewisse Verbindungswege, die vom Lumen zur Außenflüssigkeit führen, durch Quellung verschließt und so der Auslösung entgegenwirkt. Weiter unten wird hierauf noch einmal eingegangen.

Tabelle 3. *In dem aus der Chlorit-Aufschlußflüssigkeit durch Aceton fällbaren Körper sind enthalten* (Ausgangsmaterialien wie in Tabelle 1):

	% Eiweiß (N × 6,25)	% Asche	% Kohlenhydrate (= Differenz)
Boehmeria	7,0	7,9	85,1
Linum	22,7	11,6	65,7
Cannabis	31,0	10,7	58,3
Corchorus	21,2	7,1	71,7
Hibiscus	30,6	3,3	66,2
Agave	23,8	3,8	72,4
Zum Vergleich:			
Fichtenholz	7,8	0,6	91,6
Buchenholz	19,1	0,9	80,0
Baumwolle	26,0	5,2	68,9

Multipliziert man den Stickstoffgehalt mit dem Eiweißdurchschnittsfaktor 6,25, so erhält man die Eiweißwerte der Tabelle 3, je nach Faserart 7—31%. Diese erhebliche Eiweißmenge des Acetonfällungsprodukts wird nur übertroffen vom Kohlenhydratgehalt, der rund 60—90% der fällbaren Substanz beträgt. Die Kohlenhydrate werden durch eine starke Molisch-Reaktion mit α-Naphthol angezeigt sowie durch Kupfersalz- und Hypojodit-Reduktion der in Schwefelsäure gespaltenen Substanz.

Die früher schon gemachte Feststellung[23], der Chlor- und der Chlordioxyd-Aufschluß pflanzlicher Zellmembranen teile diese *nicht* klar in Lignine und Kohlenhydrate, wird hierdurch erneut bestätigt und erweitert, denn auch Natriumchlorit läßt unter den angegebenen Bedingungen einen Teil des Lignins in der Faser und löst andererseits Saccharide und stickstoffhaltige Substanz bzw. Eiweiß teilweise aus dem Ausgangsmaterial heraus.

Das Acetonfällungsprodukt zeigt nach Hydrolyse starke Ninhydrinreaktion, papierchromatographisch sind Aminosäuren nachzuweisen.

Zu ihrer Identifizierung wurden 200—300 mg in 20 ml 21%ige Salzsäure gebracht und 18—24 Std bei 105° im Glasautoklaven aufgeschlossen. Nach Abdestillieren der Salzsäure mit normalem Propylalkohol im Vakuum wurde durch Glas filtriert, wobei die Huminstoffe zurückbleiben. Es wurde eine 1%ige Lösung der Aminosäuren hergestellt und absteigend chromatographiert. Lösungsmittel: Butanol, Äthanol, Wasser, Ammoniak[28] = 40:10:49:1, obere Schicht; untere Schicht auf den Boden des Gefäßes. Sprühmittel: 95 ml Butanol, 5 ml 2n Essigsäure, 0,2 g Ninhydrin. Laufzeit 24 Std, Papier 2043b, Schleicher und Schüll.

Auf diese Weise konnten in dem Aceton-Fällungsprodukt der Bastfasern die in Tabelle 4 aufgeführten Aminosäuren nachgewiesen werden.

Tabelle 4. *Nachweis von Aminosäuren in den Hydrolysaten der Aceton-Fällungsprodukte.* Ausgangsmaterialien wie in Tabelle 1. Ausführung s. Text

Boehmeria . .	Glutaminsäure, Glykokoll, Alanin, Valin und eine nicht identifizierte Aminosäure
Linum	Glykokoll, Alanin, Leucin und oder Isoleucin, Valin? und eine nicht identifizierte Aminosäure
Cannabis . . .	Glutaminsäure, Glykokoll, Leucin und oder Isoleucin und drei nicht identifizierte Aminosäuren
Corchorus . . .	Glykokoll, Alanin, Leucin und oder Isoleucin und zwei nicht identifizierte Aminosäuren
Hibiscus . . .	Glykokoll, Glutaminsäure, Leucin und oder Isoleucin und zwei nicht identifizierte Aminosäuren
Agave	Glutaminsäure, Glykokoll, Valin, Leucin und oder Isoleucin

Sie stellen nicht sämtliche Säuren der Eiweißsubstanz dar. Einige werden, wie bekannt, bei der oxydierenden Behandlung oder der sauren Hydrolyse zerstört, ein Teil blieb in der Aufschlußlösung, andere konnten wegen der geringen Konzentration noch nicht identifiziert werden. Jedenfalls besteht kein Zweifel, daß es sich hier um Eiweiß handelt.

Besprechung der Ergebnisse

Die Baste waren als Rohfasern, also mechanisch gewonnene Faserbündel ohne Zerkleinerung benutzt worden. Epidermis und Cuticula wurden bei dieser Behandlung mehr oder weniger zerrissen und entfernt. Unter diesen Umständen ist die Auslösung des Proteins mit der mildwirkenden Natriumchloritlösung geringer Konzentration bei p_H 4,0 und bei niedriger Temperatur aus dem allseitig abgeschlossenen Lumen der Zelle schwer verständlich. Leichter kann man sich vorstellen, daß der kolloide Stoff durch mikroskopische oder submikroskopische Gänge, die mit dem Außenmedium der Einzelzelle in Verbindung stehen, seinen Weg in die aufschließende Flüssigkeit findet.

Solche von der Zelle angelegten Capillaren sind als Plasmodesmen bekannt. Tüpfelkanäle, Risse und Spalten wären der Extraktion eben-

falls dienlich. Auch liegen Angaben über reichlichen Proteingehalt der einzelnen Lamellen und Schichten zur Zeit ihres Wachstums vor.

WIESNER[39] vertrat die Ansicht, die „Dermatosomen" der Wand ständen durch Plasmastränge in Verbindung. STRASBURGER[31] nannte die das Plasma gewisser Zellen miteinander verbindenden Plasmafäden „Plasmodesmen". „Es hat den Anschein als wenn bei langsamem Erlöschen der Lebensvorgänge eine Einziehung der Plasmodesmen unterbliebe" (STRASBURGER 1901). Nach GARDINER und HILL[12] sollen alle lebenden parenchymatischen Zellen im Holz von *Pinus silvestris* Plasmaverbindungen aufweisen, die sie aber bei der Verholzung einbüßen. Nach MÜNCH[25] verbinden die in der Wand eingelagerten Protoplasmafäden die Zellen von Beginn der Zellteilung an. Gewisse Erscheinungen der Faserwand, wie Verdickungen, Spiralstreifungen u. a., werden auf Plasmaströmungen zurückgeführt[10,11,17,32].

Neuere Untersuchungen unter Verwendung des Elektronenmikroskops sprechen durchaus dafür — wenn sie auch an anderen Objekten als an Bastfasern gemacht wurden —, daß solche Plasmagänge auch in Faserzellen mit verdickter Wand in jugendlichem Stadium entstehen können.

SCHUMACHER u. Mitarb.[30] untersuchten die Plasmodesmen der Außenwände von Epidermiszellen, die bis zur Cuticula durchdringen; sie nannten diese mit der Außenwelt in Verbindung stehenden Plasmakanäle Ektodesmen. Die Plasmodesmen besitzen nach MÜNCH eine Weite von etwa 0,1—0,5 μ. STRUGGER[33] nannte für die Plasmodesmen in Meristemzellen der Wurzelspitze von *Allium* in fixiertem Zustand Werte von 0,03—0,04 μ; im lebenden Zustand sollen sie dagegen 0,1 bis 0,2 μ messen. Eine Zelle besaß durchschnittlich 20000—30000 Plasmodesmen. SCHNEPF[29] gibt 900 Ektodesmen für Epidermiszellen an. In den Sekundärwänden der Tracheiden von Gymnospermen wurden Öffnungen von etwa 1 μ beobachtet[13]. Methoden zum Nachweis der Plasmodesmen bzw. ihres Inhalts sind in den Arbeiten der Fußnoten [13,29,30,33,37] angegeben.

Es ist nicht zu verkennen, daß die Anlage von Plasmodesmen in der Wand der Bastfasern dem Verständnis größere Schwierigkeiten bietet als die Entstehung solcher Gänge in den Zellen eines Nährgewebes oder der Leitbahnen: die Verlängerung der Zellen im Streckungswachstum, die Anlage der Verdickungsschichten, das gleitende Wachstum, die Lageveränderung einzelner Zellen zueinander machen das Gesagte deutlich *. ALDABA[1], der die Entwicklung der Bastfasern von *Boehmeria nivea* und *Linum usitatissimum* untersuchte, erwähnt sie nicht. Die zunächst entstehenden hyalinen Membranen bilden sich nach seinen Angaben in direktem Kontakt mit dem Protoplasma.

Andererseits wird Protein als Bestandteil einzelner Lamellen und Schichten der Faserzellwand genannt.

BONNER[5] betrachtet die jugendliche Primärwand von Haferkoleoptilen mit ihrem Gehalt an Eiweiß und Phosphatid nicht als eine passive Haut, sondern (in Verbindung mit dem Plasma) als ein für sich lebendes Organ. HESS u. Mitarb.[16]

* Vgl. hierzu die Zusammenfassung von A. D. J. MEEUSE, „Plasmodesmata" in Protoplasmatologia, Handbuch der Protoplasmaforschung, Band II, Teil A 1 c, Herausgeber L. V. HEILBRUNN und F. WEBER, Wien 1957.

sehen Eiweiß als einen fest verankerten Bestandteil der Primärlamelle sich streckender junger Baumwollhaare an. Diese enthalten eine wasserlösliche Substanz mit 33% Eiweiß und 18% Phosphatid, wovon ein Teil der Primärwand zugesprochen wird. Auch nach TRIPP, MOORE und ROLLINS[35] ist Protein ein Bestandteil der Primärlamelle von Baumwollfasern. Das Wandprotein der Cambiumzellen von *Pinus silvestris* nimmt etwa 21% der Wandsubstanz ein[2]. BLANK und FREY-WYSSLING[4] zeigten, daß sich der Protoplasmagehalt während der Zellstreckung erhöht. Eiweiß und Asparagin werden zu den für das Streckungswachstum wesentlichen Faktoren gezählt[7]. Nach TUPPER-CAREY und PRIESTLEY[38] befindet sich ein Eiweiß-Pektin-Komplex in den Mittellamellen der Meristemzellen von Bohnenkeimlingen, und DAUPHINÉ[9] gibt an, in den Mittellamellen des Meristems, Parenchyms und Collenchyms verschiedener Pflanzengruppen sei Eiweiß vorhanden.

Diese beiden scheinbar verschiedenen Gruppen von Hinweisen lassen sich durchaus in Einklang bringen, wenn man annimmt, daß das Plasmaeiweiß, das in unserem Falle im wesentlichen Fermentprotein sein dürfte, zunächst unter Benutzung von Plasmodesmen an den Ort der Wandsynthese oder des -umbaus gebracht wird, um nach Erfüllung seiner Aufgabe wenigstens zum Teil an der Stelle seiner Tätigkeit zu verbleiben und in der reifen Faser als eingetrockneter Rest in Erscheinung zu treten. Durch das Eintrocknen der Eiweißsubstanz werden auch die Plasmodesmen selbst zusammenschrumpfen und schwerer zu beobachten sein als in jungen Zellen. Der Befund SCHUMACHERs und seiner Mitarbeiter, daß Ektodesmen keinen festen Lageort haben, sondern solange die Wand noch stark plastisch ist, sich bald hier, bald dort bilden, vergleichbar den Pseudopodien der Amöben, könnte auch für die jungen Faserzellen zutreffen.

Durch die Annahme, daß Plasmodesmen die Orte der Eiweißlagerung, Lumen und einzelne Lamellen, mit der Außenwelt verbinden, wird es verständlich, daß Mittel mit schwach saurer Wirkung, wie die mit Essigsäure auf p_H 4,0 gepufferte Chloritlösung, diese Gänge nicht — wie Natronlauge u. a. — durch Quellung verschließen, sondern sie offen halten und damit die Auslösung der Stickstoffsubstanz begünstigen. Schon bei niedriger Temperatur und bei geringer Konzentration der Chloritlösung werden gleiche und bessere Ergebnisse erzielt als durch Laugen bei hohen Wärmegraden, Konzentrationen und zusätzlichen Drucken. Das Chlorit entfernt die Stickstoffkomponente und bleicht in einem Arbeitsgang. Hier ist die Frage der Eiweißablagerung weniger vom Gesichtspunkt der Zellwandbildung als von dem der Zellwanderhaltung aus betrachtet und von dem der uns an der reifen Faser entgegentretenden Erscheinungen. Ein teilweiser Abbau der Eiweißsubstanz auf der einen, der Kohlenhydrate und Lignine auf der anderen Seite wird die Ausziehung der ersteren leichter gestalten.

Neben einer Ablagerung in organisierten Räumen und Gängen besteht natürlich auch die Möglichkeit, daß das Protein von der Wandsynthese her in unregelmäßiger Anordnung in den einzelnen Lamellen

und Schichten zurückgeblieben ist. Auch hierfür findet man in den genannten Veröffentlichungen Hinweise. Die Klärung dieser Verhältnisse wird weiteres Licht auch auf die Entstehung der pflanzlichen Zellwand, auf die Synthese, Formung und Wandlung der einzelnen Stoffe während des Wachstums werfen, ebenso auf die Frage wie weit die Plasmodesmen am Zustrom von Baumaterial zu den Stellen des Aufbaus und gegebenenfalls am Abströmen nicht verwertbarer Substanz beteiligt sind.

Zusammenfassung

1. Durch das als Aufschluß- und Bleichmittel bekannte Natriumchlorit läßt sich die stickstoffhaltige Komponente der Bastfasern, Holzzellen und Samenhaare, die im wesentlichen als Plasmaeiweiß anzusehen ist, unter milden Bedingungen weitgehend ausziehen.

2. Beim Eingießen solcher Chloritlösungen in Aceton fällt ein großer Teil dieser Eiweißsubstanz wieder aus. Das Aceton-Fällungsprodukt enthält neben Eiweiß noch Asche und Kohlenhydrate. Die nach Salzsäurehydrolyse des Fällungsprodukts papierchromatographisch ermittelten Aminosäuren sind in Tabelle 4 angegeben.

3. Es ist beachtenswert, daß sich das Eiweiß bereits bei Zimmertemperatur, schneller bei höheren Wärmegraden mit 0,5%iger Natriumchloritlösung vom p_H 4 aus den Faserzellen größtenteils entfernen läßt, und zwar aus den geschlossenen Bastfaserzellen und -bündeln.

4. In diesem Zusammenhang wird diskutiert, inwieweit Plasmodesmen, deren Vorkommen in den verdickten Wänden reifer Bastfasern noch nicht mit Sicherheit nachgewiesen ist, hierfür in Frage kommen. Die durch Chlorit leichter als durch quellende Natronlauge zu bewerkstelligende Eiweißextraktion spricht für ihr Vorhandensein.

5. Der Chlor-, Chlordioxyd- und Natriumchloritaufschluß trennt die Komponenten der Faserzellen keineswegs klar in das oxydierbare Lignin und die nichtlöslichen Kohlenhydrate, wie verschiedentlich behauptet wurde; vielmehr bleibt die als Lignin b zu bezeichnende Ligninkomponente in der Faser, während ein Teil der Kohlenhydrate austritt. Zudem geht, wie hier gezeigt wird, der größte Teil der Stickstoffsubstanz in die Aufschlußlösung.

Fräulein E. Platz sage ich für die gewissenhafte Ausführung der Analysen meinen besten Dank.

Literatur

[1] Aldaba, V. C.: The structure and development of the cell wall in plants. I. Bastfibres of Boehmeria and Linum. Amer. J. Bot. **14**. 16—24 (1927). — [2] Allsopp, A., and P. Misra: The constitution of the cambium, the new wood and the mature sapwood of the common ash, the common elm and the Scotch pine. Biochem. J. **34**, 1078—1084 (1940). — [3] Betrabet, S. M.: Intrinsic strength of bast fibres in relation to their physical and chemical properties. J. Sci. ind. Res.

(Neu Delhi) B **15**, 671—672 (1956). — [4] BLANK, F., u. A. FREY-WYSSLING: Protoplasmawachstum und Stickstoffwanderung in der Koleoptile von Zea mays. Ber. schweiz. bot. Ges. **51**, 116—142 (1941). — Protoplasmic growth in the hypanthium of Oenothera acaulis during cell elongation. Ann. Botany 8 (29), 71—78 (1944). — [5] BONNER, J.: Zum Mechanismus der Zellstreckung auf Grund der Mizellarlehre. Jb. wiss. Bot. **82**, 377—412 (1935). — [6] CATLETT, M. S., R. GIUFFRIA, A. T. MOORE and M. L. ROLLINS: Microscopical observations on the contents of cotton fibre lumen. Textile Res. J. **21**, 880—886 (1951). — [7] CHRISTIANSEN, G. S., and K. V. THIMANN: The metabolism of stem tissue during growth and its inhibition. III. Nitrogen metabolism. Arch. Biochem. **28**, 117—129 (1950). — [8] CROSS, C. F., E. J. BEVAN u. J. F. BRIGGS: Chloreiweißverbindungen in der Pflanzenfaser. J. Soc. chem. Ind. (Lond.) **27**, 260—264 (1908). — [9] DAUPHINÉ, A.: Sur la présence de matières protéiques dans la membrane pectocellulosique. C. R. Acad. Sci. (Paris) **196**, 1738—1739 (1933). — Sur les ponctations intercellulaires. C. R. Acad. Sci. (Paris) **197**, 1147—1148 (1933). — Differents modes d'épaississements de la membrane chez les plantes vasculaires. C. R. Acad. Sci. (Paris) **198**, 1064—1066 (1934). — Mise en évidence et localisation de substances protéiques dans la membrane végétale. Bull. Soc. bot. France **81**, 328—331 (1934). — [10] DENHAM, H. J.: The morphology of the wall of the cotton hair. J. Textile Inst. **14**, T85—97 (1923). — [11] FREY-WYSSLING, A.: Die Stoffausscheidung der höheren Pflanzen, S. 132ff. Berlin 1935. — [12] GARDINER, W., and A. W. HILL: The histology of the cell wall with special reference to the mode of connection of cells. I. The distribution and character of "connecting threads" in the tissues of Pinus silvestris and other allied species. Phil. Trans. B **194**, 83—125 (1901). — HILL, A. W.: The histology of the sieve-tubes of Pinus. Proc roy. Soc. **67**, 439 (1901). — [13] HASSENKAMP, G., u. W. LIESE: Elektronenmikroskopische Beobachtungen über das Vorkommen von Plasmodesmen. Exp. Cell Res. **13**, 165—167 (1957). — [14] HATANO, A., and H. SOBUE: Chromatography. IV. Impurities of cotton and wood cellulose. Bull. chem. Soc. Jap. **26**, 403 (1953). — Chem. Abstr. **49**, 2065e (1955). — [15] HEBDEN, J. C.: Chemistry of the bleaching of cotton cloth. J. industr. engng. Chem. **6**, 714—718 (1914). — [16] HESS, K., W. WERGIN, H. KIESSIG, W. ENGEL u. W. PHILIPPOFF: Untersuchungen über die Ontogenese und den chemischen Aufbau der pflanzlichen Zellwand. Naturwiss. **27**, 622—628 (1939). — HESS, K., W. WERGIN u. H. KIESSIG: Zur Frage des Aufbaus der Primärwand der Baumwollhaare. Planta (Berl.) **33**, 151—160 (1942). — [17] ITERSON, G. VAN: De wording van de plantaardigen celwand. Chem. Weekblad **24**, 166—181 (1927). — A few observations on the hairs of the stamens of Tradescantia virginia. Protoplasma **27**, 190—211 (1937). — [18] Siehe hierzu W. KIND, Das Bleichen der Pflanzenfasern, 3. Aufl. Berlin 1932. — [19] KÖNIG, J., u. E. RUMP: Chemie und Struktur der pflanzlichen Zellmembran, S. 44. Berlin 1914. — [20] LÜDTKE, M.: Über die Wirkung von Natriumchlorit auf Bastfasern. Im Druck. — [21] LÜDTKE, M.: Über das Verhalten von Zell- und Faserstoffen in Salzlösungen. Papier-Fabrikant **32**, 509—512, 528—534 (1934). — [22] LÜDTKE, M.: Zur Frage des Säurecharakters der Cellulose, zugleich eine Mitteilung über Oxydationsvorgänge an Membranstoffen. Biochem. Z. **285**, 78—97 (1936). — LÜDTKE, M., u. H. FELSER: Über die Veränderungen einiger Stoffe des Flachsstengels während der Warmwasser- und Tauröste. Gemessen mit der Calciumacetatmethode von LÜDTKE. Biochem. Z. **294**, 390—400 (1937). [23] LÜDTKE, M., u. H. FELSER: Zur Kenntnis der Pektinstoffe. III. Das Pektin B des Flachsstengels. Cellulosechem. **21**, 86—94 (1943). — [24] MICHEEL, F., u. W. REICH: Über den Nachweis einer Fremdsubstanz in Cellulosefasern. I. Justus Liebigs Ann. Chem. **450**, 59—65 (1926); II. Justus Liebigs Ann. Chem. **466**, 73—79 (1928). — [25] MÜNCH, E.: Die Stoffbewegungen in den Pflanzen, S. 53ff. Jena 1930. — [26] NAKAMURA,

Y., u. K. Hess: Zur Kenntnis der chemischen Zusammensetzung von Mais-Koleoptilen. Ber. dtsch. chem. Ges. **71**, 145—152 (1938). — [27] Ridge, B. T.: The chemical analysis of cotton. The determination of nitrogen in cotton. J. Textile Inst. **15**, 94—103 (1924). — [28] Sanyal, A. K.: Stickstoffgehalt der Jute. J. Sci. ind. Res. (Neu Delhi) B **15**, 416 (1956). — [29] Schnepf, E.: Untersuchungen über Darstellung und Bau der Ektodesmen und ihre Beeinflußbarkeit durch stoffliche Faktoren. Planta (Berl.) **52**, 644—708 (1959). — [30] Schumacher, W.: Über plasmodesmenartige Strukturen in Epidermisaußenwänden. Jb. wiss. Bot. **90**, 530—545 (1942). — Lambertz, P.: Untersuchungen über das Vorkommen von Plasmodesmen in Epidermisaußenwänden. Planta (Berl.) **44**, 147—190 (1954). — Schumacher, W., u. P. Lambertz: Über die Beziehungen zwischen der Stoffaufnahme durch Blattepidermen und der Zahl der Plasmodesmen in den Außenwänden. Planta (Berl.) **47**, 47—52 (1956). — [31] Strasburger, E.: Die pflanzlichen Zellhäute. Jb. wiss. Bot. **31**, 511—597 (1898). — Über das Wachstum vegetabilischer Zellhäute. In: Histologische Beiträge, Bd. 2. Jena 1889. — Über Plasmaverbindungen pflanzlicher Zellen. Jb. wiss. Bot. **36**, 493—601 (1901). — [32] Strasburger, E.: Über den Bau und das Wachstum der Zellhäute. Jena 1882. — [33] Strugger, S.: Der elektronenmikroskopische Nachweis von Plasmodesmen mit Hilfe der Uranylpräparierung an Wurzelmeristemen. Protoplasma **48**, 231—236 (1957). — Elektronenmikroskopische Beobachtungen an den Plasmodesmen des Urmeristems der Wurzelspitze von Allium cepa. Ein Beitrag zur Klinik der Fixation und zur Beurteilung elektronenmikroskopischer Größenangaben. Protoplasma **48**, 365—367 (1957). — [34] Thimann, K. V., and J. Bonner: The mechanism of the action of the growth substance of plants. Proc. roy. Soc. B **113**, 126 bis 149 (1933). — [35] Tripp, V. W., A. T. Moore and M. S. Rollins: Some observations on the constitution of the primary wall. Textile Res. J. **21**, 886—894 (1951). — [36] Tschilikin, M.: Stickstoff in Baumwolle und Leinen. Melliand Textilber. **10**, 883—885 (1929). — [37] Tunmann, O., u. L. Rosenthaler: Pflanzenmikrochemie. Berlin 1931. — Küster, E.: Die Pflanzenzelle, 3. Aufl. Jena 1956. — [38] Tupper-Carey, R. M., and J. H. Priestley: The composition of the cell wall of the apical meristem of stem and root. Proc. roy. Soc. B **95**, 109—131 (1923). — [39] Wiesner, J.: Untersuchungen über die Organisation der vegetabilischen Zellhäute. S.-B. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl., Abt. I **93**, 17 (1886). — Zur Eiweißreaktion und Struktur der Zellmembran. Ber. dtsch. bot. Ges. **6**, 33—36, 187—195 (1888). — Die Elementarstruktur und das Wachstum der lebenden Substanz. Wien 1892.

Dr. M. Lüdtke,
Köln-Vogelsang, Max-Planck-Institut für Züchtungsforschung

Planta 54, 172—194 (1959)

Aus der Cytologischen Abteilung der Forschungsanstalt für Heilpflanzen, Prag

ORIENTIERENDE VERSUCHE ÜBER DEN EINFLUSS VON MUTTERKORNPILZ-ALKALOIDEN AUF DIE PFLANZLICHE ZELLE

Von

P. Milovidov

Mit 38 Textabbildungen

(Eingegangen am 7. August 1959)

Einleitung

Das Interesse am Mutterkornpilz wurde durch die Wirkungen der in ihm enthaltenen Alkaloide wachgerufen, die das Zusammenziehen der glatten Muskulatur der Gebärmutter und die Lähmung von sympathischen Nerven bei Tieren bewirken. Die sich auf diesen Effekt gründenden pharmakologischen Teste sind gut bekannt. Der Einfluß dieser Alkaloide auf pflanzliche Gewebe wurde jedoch bis jetzt, soweit es uns bekannt ist, noch nicht studiert, wenigstens nicht von der cytologischen Seite. Mit dem Einfluß von anderen Alkaloiden auf die pflanzliche Zelle, besonders auf den Mechanismus der Kernteilung, beschäftigten sich schon viele Autoren (die Übersicht der diesbezüglichen Literatur findet man bei Tischler 1942, 1943, 1951 und Milovidov 1949, 1954). Da der Mutterkornpilz und seine verschiedenen Eigenschaften immer noch im Zentrum der Aufmerksamkeit und der systematischen Studien von vielen Forschern stehen, war es wichtig, diese Effekte allseitig zu klären; ich habe daher die Wirkung von Mutterkornpilz-Alkaloiden auf die pflanzliche Zelle cytologisch untersucht und zwar die des Ergotamins, wie auch die des „Ergotoxins". Im Jahre 1955 habe ich eine vorläufige Mitteilung über Ergotamin veröffentlicht; die vorliegende Arbeit bringt die ausführlicheren Angaben über die Wirkung beider Alkaloide.

Experimenteller Teil

A. Material und Methoden

Die Versuche wurden einerseits mit dem Ergotamintartrat (Stolls Gynergen Sandoz, Ampullen des Originalpräparates je 0,5 mg/ml, d. h. 0,05%ige Lösung, oder dasselbe bis zur Konzentration 0,01% mit dest. Wasser verdünnt), andererseits mit dem Ergotaminbitartrat in 0,05%iger wäßriger Lösung (p_H 5—5,5) durchgeführt. Die Objekte — junge Keimwürzelchen von *Vicia faba* — wurden mit dem Samen zusammen in diese Lösungen eingetaucht, in denen sie eine Zeit liegen bleiben. Dann wurden sie entweder sofort fixiert oder nach dem Abspülen in feuchte Sägespäne übertragen, wo sie vor der Fixierung noch verschiedene Zeit lang weiter wachsen konnten. In weiteren Versuchen wurde die abwechselnde

Einwirkung der Alkaloidlösungen und des normalen Mediums während des Wachstums von Topfpflanzen ausprobiert. Als Fixierungsmittel wurde immer Nawaschins Lösung verwendet, die Färbung der Serienmikrotomschnitte wurde mit Heidenhainschem Eisenhämatoxylin und eventuelle Nachfärbung in 1%iger wäßriger Eosinlösung, oder aber mit Feulgenschem Reagens und Nachfärbung in 1%iger Lichtgrünlösung (in 70%igem Alkohol) durchgeführt.

Die Kontrollversuche wurden sowohl mit destilliertem Wasser p_H 5,5, als auch mit Kaliumbitartrat ($KHC_4H_4O_6$) von p_H 5,3 ausgeführt.

Die Ergotoxingruppe der Alkaloide („Ergotoxin") wurde als 0,05%ige wäßrige Lösung von Ergotoxintartrat (p_H 5,5) verwendet. Als Ausgangsmaterial für ihren Ansatz diente die Ergotoxinbenzolbase, die in Aceton gelöst und mit einer berechneten Menge von wäßriger Weinsäurelösung verdünnt wurde. Diese Lösung wurde zweimal mit Äther pro narcosi ausgeschüttelt, der Äther im Vakuumtrockenschrank bei 35° C abgedampft und aus diesem Rückstand eine wäßrige Tartratlösung bereitet. Die Einwirkungsdauer wurde bei Ergotamintartrat mit 2—47½ Std, bei Ergotaminbitartrat mit 3—72 Std, bei Ergotoxintartrat mit 8—120 Std bemessen, bei Kaliumbitartrat betrug sie 3—72 Std. Die Versuchstemperatur war 12—15° C[1].

Die Alkaloidsalze (Tartrat, Bitartrat) werden in den Lösungen ziemlich schnell inaktiv (dabei wandelt sich die linksdrehende Form in eine rechtsdrehende um). Ferner kann sich die Alkaloidlösung während des Versuches auch unter dem Einfluß der Versuchsobjekte selbst (Ausscheidung von verschiedenen Stoffen) ändern. Deswegen müssen wir bei längerer Versuchsdauer (wenn die Lösung, wie für lebende Objekte erwünscht, nicht hermetisch abgeschlossen bleibt) mit der Möglichkeit rechnen, daß die Alkaloidaktivität abnehmen kann. Aus denselben Gründen können wir die Dosierung und die Wirkungsdauer in den verschiedenen Versuchen nicht genau vergleichen. Der sehr hohe Preis der reinen Alkaloide erlaubte uns nicht, eine beliebige Zahl von Versuchen in großem Maßstabe anzustellen und diese oft zu wiederholen. Wegen den kleinen Substanzmengen, welche uns zur Verfügung standen, war es auch nicht möglich, eine große Lösungsmenge vorzubereiten, in welcher viele Objekte gemeinsam eingetaucht werden können. Daher überschritt die Zahl der Pflanzen pro Versuch nie 12, in einigen Versuchen waren es nur wenige, zuweilen sogar nur je eine Pflanze, so daß einige Ergebnisse nicht statistisch kontrolliert werden konnten. Es darf daher nicht wundern, daß die Alkaloidwirkung oft nur in einem niederen Prozentsatz positiver Ergebnisse zum Ausdruck kam, obwohl diese Wirkung deutlich sichtbar war. Dabei starben viele Objekte später ab. Unsere Verssuche haben also eher einen Orientierungscharakter und lassen allgemein gesichterte Schlüsse nur in sehr begrenztem Grad zu.

B. Ergebnisse und ihre Besprechung

Ergotamintartrat

a) Konzentration 0,01%. 1. Nach 2 Std Einwirkung der wäßrigen Lösung von Ergotamintartrat (Gynergen) auf die jungen Bohnenwürzelchen und nachfolgendem 24stündigem Verweilen der Objekte in den Sägespänen wurden in den Präparaten nur einzelne zweikernige

[1] Die Salze beider Alkaloide, außer dem Gynergen, wurden uns von der Forschungsanstalt für Pharmazie und Biochemie in Prag liebenswürdigerweise von Dr. E. Blum und Dr. M. Semonský zur Verfügung gestellt, welchen wir unseren herzlichen Dank aussprechen. Für die Vorbereitung der Lösungen bin ich meinen Kollegen Dr. J. Böswart und Ph.Mr. P. Horák sehr verpflichtet.

Zellen im Periblem, normale mitotische Figuren und schwarze Niederschläge (Eisenhämatoxylin) gefunden.

2. Nach 6 Std Einwirkung: viele gut gefärbte Niederschläge in den Vacuolen und außerhalb denselben. Zellkerne in den Pleromzellen

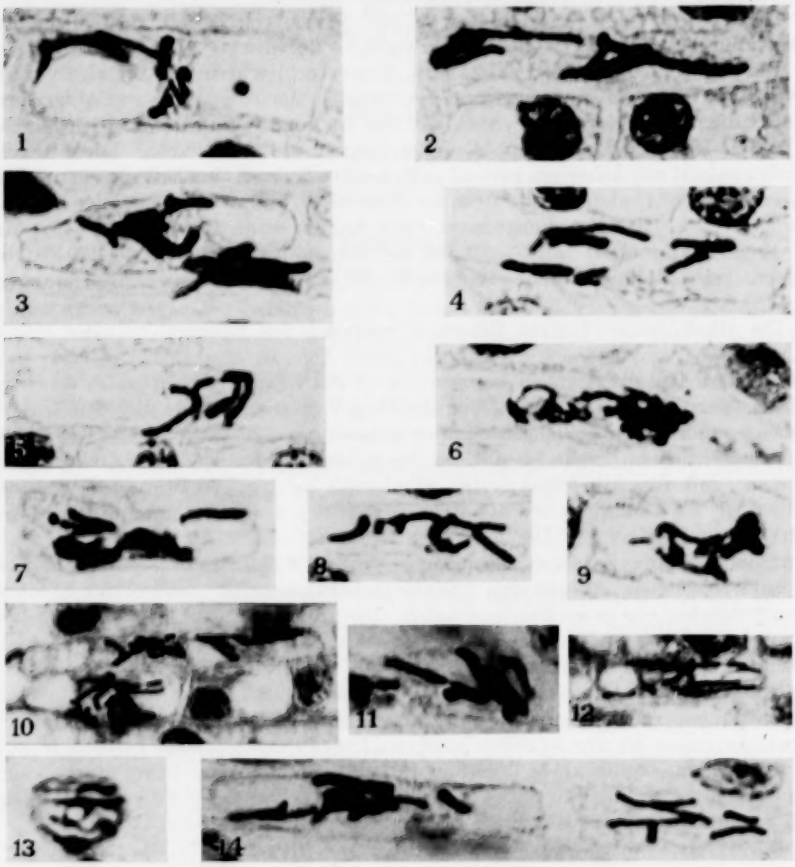


Abb. 1—14. Verschiedenartig zerstreute Chromosomen im Cytoplasma, einige Chromosomen aus der Zelle herausgeschleudert. Alkaloideinwirkung 7 Std 45 min + 15 Std 30 min Wachstum in Sägemehl

unregelmäßig konturiert, oft lappig, etwas pyknotisch („Amöbopyknose"); einzelne chromatinreiche, vergrößerte, augenscheinlich polyploide Zellkerne. Keine Mitosen.

3. Nach 6 Std Alkaloideinwirkung und nachfolgendem 24stündigem Wachstum in Sägespänen: Niederschläge, amöboide Zellkerne, viele normale mitotische Figuren.

4. Nach 25 Std Einwirkung des Alkaloids: Niederschläge, keine Mitosen, einzelne polyploide Zellkerne.

5. Nach 25 Std Einwirkung des Alkaloids und 48 Std Wachstum unter normalen Bedingungen in den Sägespänen: makroskopisch gesehen waren die Würzelchen gut ausgewachsen. Die Schnitte der mikroskopischen Präparate färben sich gut mit Eisenhämatoxylin und der Nuclealreaktion, viele mitotische Figuren wurden beobachtet. An der Wurzelperipherie finden sich pyknotische amöboide Zellkerne, näher zur Pleromzone amöboide, nicht pyknotische Kerne, in Periblemzellen einzelne Kernverschmelzungen. Wir konnten in einer zweikernigen Periblemzelle einen Fall von nicht synchronisierter Kernteilung beobachten: dabei war ein Zellkern in Ruhe, der andere schon in Teilung; daneben waren zwei blaß gefärbte, einander gegenüberliegende Kügelchen zu sehen (falsche Nucleolen?).

b) Konzentration 0,05%. In dieser Konzentration des Alkaloids wurde schon eine stärkere Wirkung beobachtet.

1. Die Injektion der Alkaloidlösung in die Keimwürzelchen erwies sich in keiner Weise wirksam: die Mitosen bleiben ganz normal und zahlreich.

2. Nach 4 Std Einwirkung des Alkaloids und nachfolgendem Wachstum in Sägespänen während 19 Std 30 min wurden wenige nur mitotische Figuren beobachtet.

3. Nach 7 Std 45 min Einwirkung des Alkaloids und $15^1/_2$ Std Wachstum in Sägemehl wurde in den Präparaten folgendes beobachtet: an der Wurzelperipherie Pyknosen, die sich mit der Nuclealfärbung rot färben (Absterben), nur wenige mitotische Figuren, unregelmäßig konturierte Zellkerne auch in den Pleromzellen. Die mitotischen Figuren sind öfters gestört, die achromatischen Spindeln fehlen, die Chromosomen sind durch das ganze Zellprotoplasma zerstreut oder in einem Zellteil konzentriert (Abb. 1—14[1]). Weitere Abnormitäten: zwei- bzw. mehrkernige Zellen, Kernverschmelzungen, Polyploidie (Abb. 25, 27, 30, 32).

4. Einwirkungsdauer 19 Std, Wachstumsdauer in Sägemehl 4 Std 30 min. Chromosomenzerstreuung neben normalen Mitosen. Kernverschmelzungen, mehrkernige Zellen, starker Pyknosegrad (eckige Zellkerne).

[1] Keimwürzelchen von *Vicia faba*. Abb. 33—38: Ergotoxintartrat, Abb. 26: Ergotaminbitartrat, übrige: Ergotamintartrat. Konzentration immer 0,05%.

Abb. 1—9, 11, 13, 14, 25, 27, 30, 32: Zeiss Lumipan, Objektiv Apochromat 40 (0,65), Okular Projektiv P 4. Negativ-Vergrößerung 160, bei der Reproduktion auf 840 vergrößert. Photo: Ing. J. Vavák. Grünes Lichtfilter Agfa BG. Übrige Abbildungen A. Suchá-Bedáňová. Abb. 10, 12: Leitz Objektiv 7a, Planar-Okular 8, Vergrößerung etwa 500. Alle andere Abbildungen Periplan-Okular 10 Leitz, Makam. Abb. 33: Meopta Objektiv 25 (Vergrößerung etwa 300), alle anderen: Objektiv 45. Abb. 36: Vergrößerung etwa 450, übrige etwa 900.

Färbung: Abb. 1—9, 11, 13, 14, 25, 27, 30, 32, 35, 36 Nuclealreaktion, außer Abb. 35 mit Lichtgrün nachgefärbt. Abb. 16, 17, 19, 21 Heidenhain + Eosin, andere nur Heidenhain.

5. In einem Parallelversuch mit dest. Wasser unter gleichen Bedingungen wurden nur normale Mitosen gefunden.

6. Abwechselnde Einwirkung des Alkaloids und des Wachstums unter normalen Bedingungen und zwar während 2 Std—2 Std—2 Std—1 Std—1 Std (insgesamt 5 Std bzw. 3 Std). Ergebnisse: Pseudoplasmolyse, Niederschläge in den Vacuolen, normale mitotische Figuren.

7. Abwechselnde Einwirkung während 2 Std—2 Std—45 min—1 Std (insgesamt 2 Std 45 min bzw. 3 Std). Es wurden mehr oder weniger normale mitotische Figuren beobachtet.

c) Konzentration 0,05%. Die Versuche mit dieser Konzentration von Gynergen wurden nach 4 Jahren (1956) von neuem wiederholt, um festzustellen, ob das Präparat seine antimitotische Eigenschaften nicht verloren hat. Die Bohnenwürzelchen wurden der Einwirkung von Ergotamintartrat 23 Std lang unterworfen und sofort fixiert oder aber auf 48 Std in die feuchten Sägespäne übertragen und erst dann fixiert; in weiteren Versuchen war die Einwirkungsdauer etwa 48 Std; am Ende des Versuches wurde ein p_H von 5,5 gemessen.

Die Ergebnisse. 1. Nach 23 Std Einwirkung des Alkaloids wurden die Kernteilungen in einigen Wurzeln eingestellt, in anderen aber nicht. Es begannen pyknotische Kernveränderungen. Die Chromosomenverbindungen wurden nach der Zerstörung der Spindel gelockert, die Chromosomenspiralen, auch in Prophasen teilweise abgewickelt, was zu einer ungewöhnlichen Verteilung der Chromosomen in der Zelle und ihrem leichten Herausstreifen beim Schneiden führt. Weiter wurden zweikernige Zellen, Kernverschmelzungen und polyploide Zellen gefunden. In diesem Versuche wurden in einigen Präparaten, neben den normalen mitotischen Figuren im selben Schnitt auch Figuren mit kurzen und dicken Chromosomen gefunden, die morphologisch ganz anders als die typischen Chromosomen aussehen. Ihre Zahl war gewöhnlich niedriger als diploid. Sie wurden z.B. in den noch mit Kernmembran versehenen Prophasen an der Kernperipherie gefunden, wobei die Kerne zuweilen viel kleiner als normalerweise waren. In anderen Fällen wurden auch Anaphasen mit der erniedrigten Zahl ähnlich abnormer Chromosomen festgestellt, was den Eindruck einer somatischen Reduktion erweckt. Es ist nicht ausgeschlossen, daß solche Chromosomen auch Bivalente sein können. Die somatische Syndese der Chromosomen wurde zum erstenmal von Němec (1910) bei *Ricinus* beschrieben. Unlängst wurde diese Erscheinung von Hiraoka (1958) bei *Daphne odora* gefunden. Die Verkürzung und Verdickung der Chromosomen findet unter der Einwirkung von mehreren äußeren Faktoren, z.B. von Benzindämpfen (Němec 1910, S. 263ff., Tafel IV), Ätherdämpfen (Pseudotetraden), Colchicin, Na-Ribonucleat, Mesoinositol, UV-Strahlen ($\lambda = 2536$ Å), Temperaturveränderungen, mechanischem Druck, Asphyxie, Hypotonie

usw. statt (vgl. MILOVIDOV 1949, S. 115—117, 332, 335; 1954, S. 37, 38, 40, 41, 71). In unserem Fall sind diese Veränderungen durch das Alkaloid Ergotamin hervorgerufen. Es würde sehr lehrreich sein, in weiteren Versuchen die Natur und das Schicksal solcher Zellkerne festzustellen, besonders ob sie haploid oder diploid sind (Abb. 15—17, 19—22).

2. Nach 23 Std Alkaloideinwirkung und weiteren 48 Std Verweilen der Objekte in normalen Bedingungen wurden in allen 3 Wurzeln dieses Versuches zweikernige Zellen und Kernverschmelzungen zu polyploiden Kernen beobachtet (Abb. 23, 24, 29, 31, 32). Mitotische Teilungen kommen vor.

3. Eine längere Einwirkung des Ergotamintartrates (47 Std 30 min) hatte die Einstellung der Kernteilungen (zuweilen bis auf einzelne Figuren) und das allmähliche Absterben der Zellen zur Folge; ferner wurden sog. „Amöbopyknosen" beobachtet: die Kerne schrumpfen zu unregelmäßigen Gebilden zusammen, öfters zu abgestumpften Sternen usw. Die Zellkerne können auch anders verunstaltet werden. Sehr interessant sind hier die Niederschlagsgebilde, die zuweilen den Chromosomen sehr ähnlich sind (Abb. 28) bzw. Spireme nachahmen, indem sie in den großen Vacuolen spiralig verlaufen (Abb. 18).

Die bei der Einwirkung von 0,05% Ergotamintartrat beobachteten Abnormitäten können folgendermaßen gruppiert werden.

a) Entstehung von zwei- bzw. mehrkernigen Zellen, Kernverschmelzung. Die Zellkerne dieser Zellen sind nicht immer gleich groß, zuweilen unterscheiden sie sich bedeutend in dieser Hinsicht, manchmal sind vielleicht unter ihnen auch nur einzelne Karyomere. Die Kerne können birnförmig, säulenförmig, gebogen, lappenförmig, diatmetisch eingeschnitten, hantelförmig (Brücke verschieden dick), überhaupt unregelmäßig, pseudoamitotisch usw. sein. Solche Figuren stellen verschiedene Stadien der Kernverschmelzung dar, als Endprodukt kann ein polyploider Zellkern oder einige solche entstehen, die kugelig oder unregelmäßig abgegrenzt werden können und mehrere gleiche oder ungleich große Nucleolen enthalten. Chromosomenbrücken wurden nur sehr selten beobachtet, was andeuten könnte, daß hauptsächlich Ruhekerne verschmelzen (Abb. 25—32).

b) Pyknotische Kernveränderungen. Die pyknotischen Veränderungen der Zellkerne können sowohl in verschiedenen Teilungsphasen als auch in Ruhe, und in verschiedenem Grade verlaufen, die Kerne können dabei oft wie dicht gefärbte Kugeln oder Ringe oder auch viereckig aussehen. Am häufigsten sind pyknotische Zellkerne in den peripheren Zellen und in der Wurzelhaube, sie wurden nach stärkerer Einwirkung aber auch im Wurzelinnern gefunden, die Mehrzahl der entsprechenden Zellen sind dabei tot.

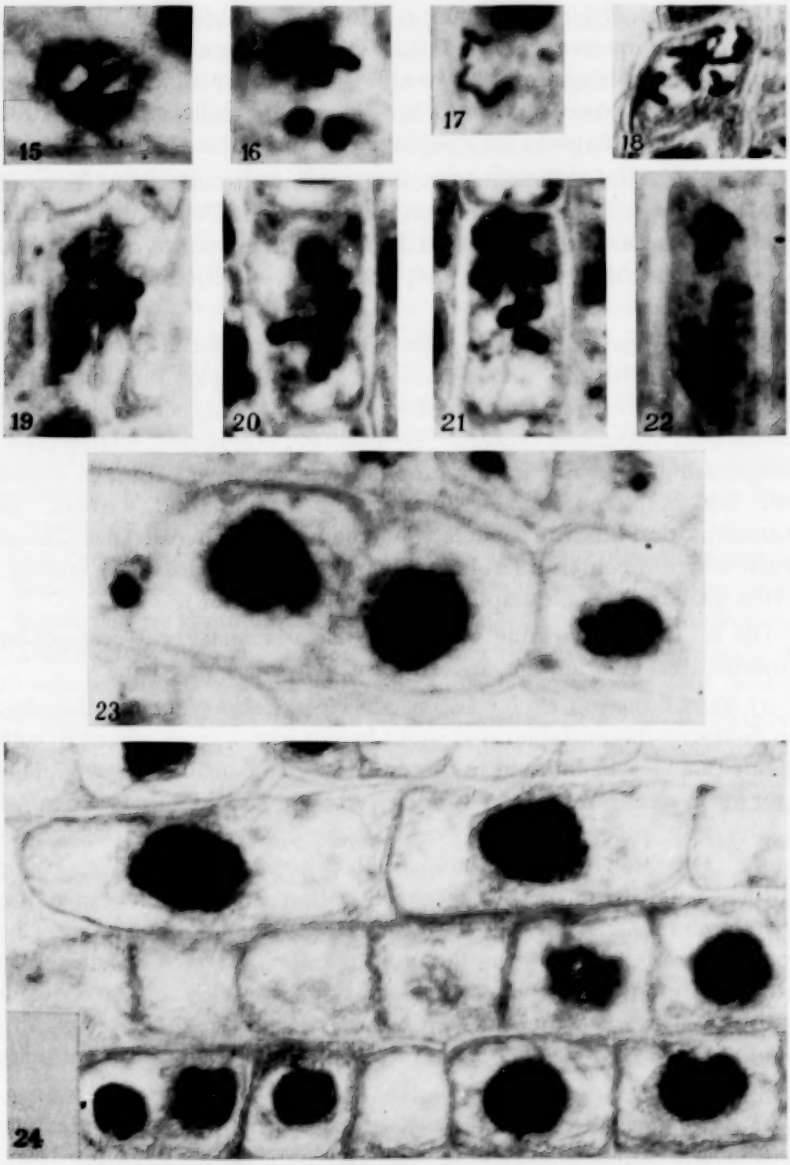


Abb. 15. Prophasefigur mit erniedrigter Zahl von kurzen und dicken Chromosomen. Einwirkung 23 Std (auch Abb. 16, 17, 19—22)

Abb. 16, 19—22. Mitotische Figuren aus Plerom mit erniedrigter Zahl von kurzen und dicken Chromosomen. Abb. 22 Anaphase (somatische Reduktion?)

Abb. 17. Normale Chromosomen aus demselben Schnitt wie Abb. 22

Abb. 18. Seltsame Niederschläge in den Wurzelzellen. Wirkungsdauer 47 Std 30 min

Abb. 23 u. 24. Polyploide Zellkerne neben den diploiden Kernen. Einwirkung 23 Std + 48 Std Wachstum in Sägemehl

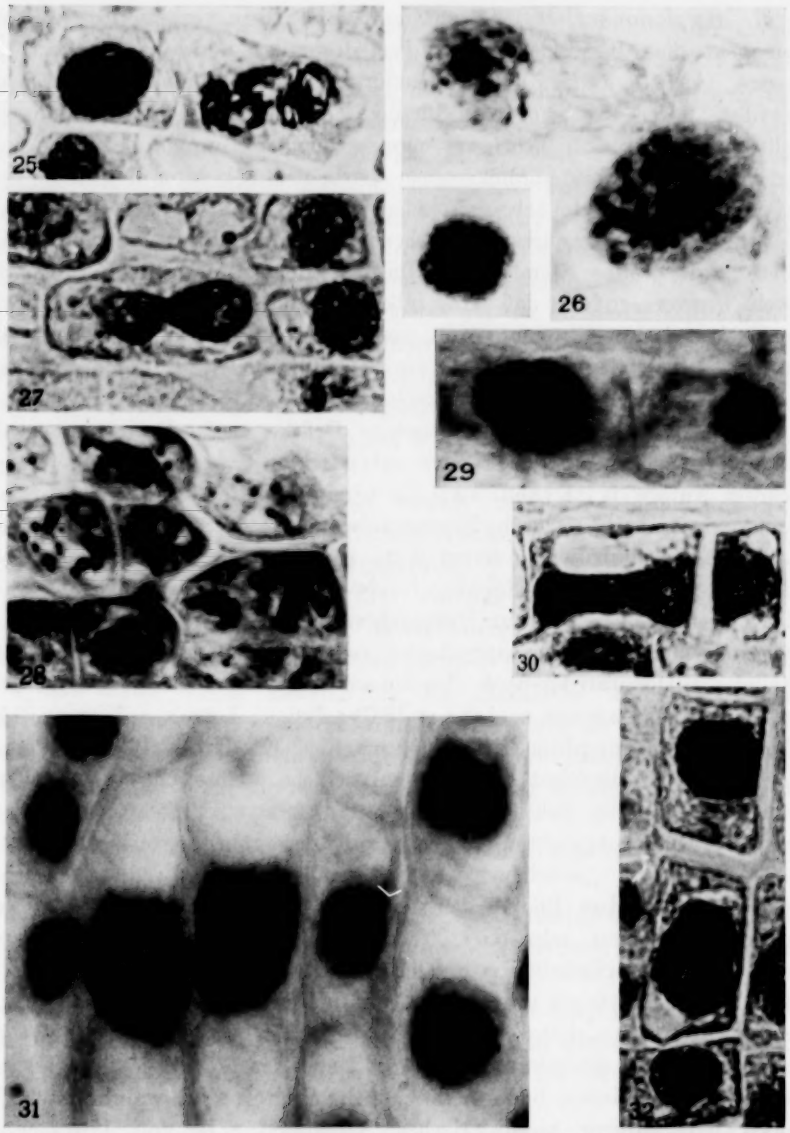


Abb. 25. Spirem-Verschmelzung; links ein polyploider und ein diploider Zellkern. Alkaloideinwirkung 7 Std 45 min + 15 Std 30 min Wachstum in Sägemehl

Abb. 26. Hochpolyploider Zellkern aus dem älteren Wurzelteil, unten links ein diploider Kern. Ergotaminbitartrat-Einwirkung 48 Std

Abb. 27. Hantelförmige Kernverschmelzung. Wirkungsdauer wie Abb. 25

Abb. 28. Seltsame Niederschläge in den Wurzelzellen. Wirkungsdauer 47 Std 30 min

Abb. 30. Säulenförmige Kernverschmelzung. Wirkungsdauer wie bei Abb. 25

Abb. 29, 31, 32. Mehrwertige Zellkerne verschiedenen Polyploidiegrades neben den diploiden Kernen. Wirkungsdauer: Abb. 32 wie bei Abb. 25; Abb. 29 u. 31: 23 Std + 48 Std Wachstum in Sägemehl

c) „Explosionseffekt". Die Chromosomen der verschiedenen Kernteilungsstadien, besonders in den Periblemzellen, sind im ganzen Cytoplasma verteilt, öfters an der Außenseite der Vacuolen (Adhäsion); zuweilen liegen sie ganz ordnungslos, oder sie bilden Gruppen, die (selten) auch durch Brücken miteinander verbunden sein können; manchmal bilden die Chromosomen einen Knäuel, öfter liegen sie frei, zuweilen auch parallel nebeneinander oder hintereinander in einer Linie, oder die Chromosomengruppen sehen aus wie ein Stern, ein Ring, eine Ziffer „acht", eine Spirale usw. Dieser Effekt ist augenscheinlich dadurch hervorgerufen, daß das Alkaloid die achromatische Spindel zerstört und die Chromosomen passiv durch das ganze Cytoplasma ausgebreitet werden. Ihre Lage wird dann durch die Raumverhältnisse des Cytoplasmas und der Zellvakuolen bedingt: sie liegen z. B. zwischen 2 Vakuolen in der cytoplasmatischen Brücke usw. Dabei haben die Chromosomen eine Tendenz sich aufzurichten, was auch im Spiremstadium zutage tritt (Abb. 13). In einigen Fällen wurden die Stabchromosomen (violett nach Feulgenscher Reaktion) mit einem grünen (Lichtgrün) Kügelchen in ihrer Mitte gefunden: ein SAT-Chromosom mit dem in ihm sich bildenden Nucleolus. Diese stathmokinetischen Bilder waren nur in einigen Präparaten dieser Serie gut ausgeprägt, in anderen waren sie nur angedeutet oder fehlten ganz (Abb. 1—14). Ähnliche Bilder wurden nach der Einwirkung von niederen Temperaturen, Colchicin (Barber u. Callan 1943: *Triton*; Levan u. Lotfy 1949: *Allium*), Methylnaphthochinon (Nybom u. Knutson 1947: *Allium*), CO_2 und Chloralhydrat (Němec, mündliche Mitteilung) beobachtet. Dementsprechende Schemata sind bei Östergren (1950) angeführt. In solchen Fällen spricht man von „explosionsartig" verteilten Chromosomen oder von „scheinbar explodierenden Kernen"; darunter versteht man nur das Bild des Endeffekts und nicht ein tatsächliches Auseinanderwerfen oder die Zerstreuung der Chromosomen, deren Bewegung wahrscheinlich nur allmählich verläuft. Nach Barber u. Callans Terminologie ist es eine „exploded c-mitosis", nach Nybom u. Knutson eine „distributed c-mitosis", nach Levan u. Lotfy wäre besser von einer „distributive c-mitosis" zu sprechen. Es ist interessant, daß einige von diesen Bildern denen sehr ähnlich sind, welche nach der Einwirkung einiger physikalischen Agentien, z. B. von Ultraschallwellen beobachtet werden können (Yamaha u. Ueda 1939, s. auch Tischler 1942, 1943, 1954, Milovidov 1949, 1954). Die japanischen Autoren beschreiben z. B. „dispersive Verteilungsmodifikationen der Chromosomen" (S. 531); vgl. auch ihre Abb. 2, 22 und 35 auf den S. 526, 528, 529.

d) Chromosomenverdickung und -verkürzung. Die oben beschriebenen Chromosomenformen sind selten, aber gut ausgeprägt.

e) Andere Chromosomenveränderungen. In einigen seltenen Präparaten wurden (mit Nuclealfärbung) blaßgefärbte, feine, lockere Strukturen gefunden, die wahrscheinlich durch Chromatinaufquellung und Bildung von Anastomosen hervorgerufen werden. Auch die Entspiralisierung spielt hier eine gewisse Rolle, wodurch spiremknäuelähnliche Gebilde entstehen können. In anderen Fällen sind es unregelmäßige Chromatinfiguren, etwa mit Chromatin bekleidete Vacuolen, die den Chromosomen-Negativen nach der Einwirkung von heißem Wasser usw. (Němec 1910, Milovidov 1932) ähneln.

Ergebnisse. 1. Das Ergotamintartrat in der Konzentration 0,01% ruft nur einzelne cytologische Veränderungen wie schwache Amöboidie der Zellkerne, zwei- bzw. mehrkernige Zellen und Kernverschmelzungen hervor. Es ist nicht ausgeschlossen, daß einige solche Veränderungen teilweise durch Wechsel des Milieus hervorgerufen werden könnten (Milovidov 1938).

2. Die mitotischen Teilungen werden nach 6—24stündiger Einwirkung des Alkaloids eingestellt und erscheinen wieder während des Wachstums unter normalen Bedingungen.

3. In der Konzentration 0,05% wurden bei kurzer, 6 Std nicht überschreitender abwechselnder Einwirkung des Alkaloids und der normalen Bedingungen keine wesentlichen Veränderungen beobachtet.

4. Von etwa 8 Std Einwirkung des Alkaloids und 15stündigen Wachstums ab wurden verschiedene Abweichungen in den mitotischen Teilungen beobachtet: mehrkernige Zellen, Kernverschmelzungen und Polyploidie, zuweilen Chromosomenzerstreuung in den Zellen, sowie Chromosomenverkürzung und -verdickung.

5. Pyknotische Kernveränderungen wurden nach 8—24 Std langer Einwirkung beobachtet.

6. Bei 48stündiger Einwirkungsdauer des Alkaloids konnten nicht viele normale mitotische Figuren gefunden werden. Nach längerer Dauer wird die Mitoseeinstellung irreversibel[1].

7. Die nach 4 Jahren an den pflanzlichen Objekten erneut geprüften Lösungen des Gynergens erwiesen sich gleich wirksam wie vorher (Polyploidie usw.) und zwar besonders bei 24 Std langer Einwirkungsdauer.

Ergotaminbitartrat

Es wurden Lösungen mit 0,05%, 0,1% und 0,2% dieser Salze verwendet.

Die Hauptergebnisse. *Serie A (0,1%).* 1. Nach 24stündiger Einwirkung des Alkaloids und nachfolgender Fixierung wurde starke

[1] Wir können schon deshalb immer nur von einer relativen Irreversibilität sprechen, da wir nicht wissen, ob die Teilungen später nicht doch wieder erscheinen können.

Vacuolisierung des Cytoplasmas, Niederschläge, Einstellung der Teilung, Pyknose, sowie einzelne polyploide Zellkerne beobachtet.

2. Wenn die Wurzelspitzen nach 24stündiger Einwirkung des Alkaloids 24 Std lang in Sägespänen wuchsen, so erschienen die mitotischen Figuren nicht mehr wieder, dagegen wurden pyknotische Veränderungen in den Ruhekernen beobachtet. Auch makroskopisch wurde kein sichtbarer Zuwachs der Objekte festgestellt. In den Zellen wurden Niederschläge, in einem Objekt auch Kernverschmelzungen und Polyploidie gefunden.

3. Nach 48stündiger Einwirkung und weiterem 24stündigen Wachstum unter normalen Bedingungen wurden in einigen Wurzeln keine Mitosen mehr beobachtet, in anderen dagegen wurden solche festgestellt. Weitere Befunde: Niederschläge, Zellkerne von unregelmäßiger Form in den Pleromzellen, zweikernige Zellen und „freigemachte" Chromosomen (Spiremstadien).

4. Nach 72stündiger Einwirkung des Alkaloids wurden in den Präparaten keine mitotischen Teilungsfiguren beobachtet. Viele Niederschläge, weiter amöboide Zellkerne, pyknotische Veränderungen, sowie Vacuolisierung des Cytoplasmas und einzelne polyploide Zellen wurden gefunden.

5. Die nach 72 Std Einwirkung des Alkaloids für 24 Std in Sägespäne übertragenen keimenden Bohnenwürzelchen wuchsen nicht sichtbar.

Diesem makroskopischen Befund entsprechen die mikroskopischen Bilder, weil in den Schnitten meistens keine Teilungsfiguren festgestellt werden konnten, obwohl in anderen Objekten einzelne Figuren und endlich in einigen seltenen Fällen auch die ganz normalen Bilder beobachtet wurden. Es wurden weiter Niederschläge, Pyknosen von verschiedenem Grad, unregelmäßig konturierte und ungleich große Zellkerne mit großem Nucleolus gefunden. Diese Unterschiede können wir dadurch erklären, daß die Alkaloidlösung auf verschiedene Objekte nicht gleich gewirkt hatte, einige davon konnten sich wahrscheinlich erholen. Solche Fälle, wo wir in den Schnitten im ganzen ein normales Aussehen des Würzelchens, aber ohne mitotische Figuren beobachten konnten, bedeuten, daß die Objekte lebend bleiben, aber ihre Fähigkeit weiter zu wachsen verlieren, da die eintretenden Teilungen abgeschlossen sind, neue aber nicht beginnen. An einigen Präparaten, die der Nuclealreaktion unterworfen wurden, ist gut zu sehen, daß sich die pyknotischen Zellkerne in den abgestorbenen Wurzelteilen (hauptsächlich in den Zellen der Wurzelhaube und des anliegenden Meristems) rot färben, während die Kerne der lebenden Zellen einen normalen violetten Stich haben; diese Kerne können schwach pyknotisch sein.

Eine 24stündige Einwirkung der wäßrigen 0,1%igen Ergotaminbitartratlösung ist also genügend, um die Einstellung der Kernteilungen zu verursachen, welche mit kleinen Ausnahmen irreversibel war.

6. Nach 8 Std 35 min langer Einwirkung des Alkaloids und nachfolgendem 16stündigem Wachstum der Objekte in Sägemehl haben wir Niederschläge und weiter viele ziemlich gute mitotische Figuren (an anderen Objekten wieder keine) beobachtet. Auch unregelmäßig begrenzte und vergrößerte Zellkerne und zweikernige Zellen wurden festgestellt. Makroskopisch wurde nur schwaches Wachstum beobachtet, was den mikroskopischen Bildern entspricht. Die amöboiden Kernformen kann man teilweise auch dadurch erklären, daß in den sehr jungen Keimwürzelchen die Zellen mit Reservestoffen erfüllt sind, welche die Zellkerne deformieren dürften, so daß hier die Raumverhältnisse eine Rolle spielen können.

Weitere Versuche wurden mit der abwechselnden Einwirkung beider Faktoren durchgeführt.

7. Abwechselnde Behandlung: 22 Std 45 min Alkaloid + 3 Std 30 min normale Bedingungen, dann wieder 14 Std 45 min Alkaloid + 4 Std Erholung, und nochmals 4 Std Alkaloid (zusammen 41 Std 30 min Alkaloideinwirkung + 7 Std 30 min Erholung). Solche unterbrochene Einwirkung erwies sich in anderen Fällen, z. B. bei Colchicin (Milovidov 1946) als sehr wirksam, in diesem Falle aber zeigte solche unterbrochene Behandlung nichts Besonderes: die Teilungen werden eingestellt, was makroskopisch sich auch in einer Sistierung des Wachstums äußerte. In anderen Versuchsobjekten wurden aber doch einige Teilungen festgestellt. Auch Pseudoplasmolyse und Pyknose wurden beobachtet. In den Präparaten waren auch hier viele sehr charakteristische Niederschläge in den Vakuolen und im Cytoplasma zu erkennen. Es sind augenscheinlich die Niederschläge, die sich bei der Reaktion der Alkaloide mit den Zellstoffen, bzw. mit der Fixationsflüssigkeit bilden. In den Feulgen-Präparaten sind sie unsichtbar. Die Form der Niederschlagsteilchen ist sehr verschieden: Kügelchen, die einzeln liegen oder in rosenkranzförmigen Gebilden, gerade und korrodierte Stäbchen, „Dendrite", „Büschelchen" usw., welche ein unerfahrenes Auge für Chondriosomen oder sogar Chromosomen halten könnte.

8. Die unterbrochene Einwirkung: 4 Std Alkaloid bzw. 3 Std Erholung + 2 Std Alkaloid, bzw. 15 Std Erholung, insgesamt 6 Std Alkaloid bzw. 18 Std Erholung. Gut gefärbte mitotische Figuren. Die 6stündige Einwirkung des Alkaloids ist demnach ungenügend, um die Teilungen einzustellen. Weitere Bilder: Niederschläge, losgelöste Chromosomen, Kernverschmelzungen, einzelne polyploide Kerne.

9. Die Einwirkungsdauer beider Faktoren: 2 Std Alkaloid + 2 Std Erholung + 1 Std Alkaloid + 14 Std Erholung, im ganzen 3 Std Alkaloid bzw. 16 Std Erholung.

Makroskopisch gesehen: Die Keimwurzeln wuchsen gut; mikroskopische Befunde: einzelne polyploide Zellen, mitotische Teilungen zahlreich bis zu einzelnen oder keinen, in den peripheren Zellen Pyknosen, immer Niederschläge.

Aus diesen Versuchen kann man folgende *Schlüsse* ziehen:

1. Die Wirkung des Ergotaminbitartrates in der Konzentration 0,1% äußert sich in der Entstehung einzelner polyploider Zellkerne, zuweilen in Zweikernigkeit der Zellen und in Kernverschmelzungen und zwar schon in den Versuchen mit abwechselnder Alkaloideinwirkung (im ganzen 3, 6 und 8 Std), klarer aber nach 24 Std.

2. Nach 24stündiger Einwirkung werden die Teilungen eingestellt, können aber zuweilen nach 24 Std Erholung unter normalen Bedingungen wieder erscheinen; nach 72 Std Alkaloideinwirkung verschwinden die Figuren fast irreversibel.

3. Bei 24 und mehr Stunden Einwirkung des Alkaloids treten eine bedeutende Vacuolisierung des Cytoplasmas, viele Niederschläge, Pyknosen, zuweilen auch amöboide Ruhekerne, hauptsächlich im Periblem auf.

Die Ergebnisse. *Serie B (0,05%).* 1. Einwirkung 8 Std: zahlreiche Teilungsfiguren, Pyknosen, Deformation und Absterben der Gewebe.

2. Einwirkung 8 Std + 24 Std Wachstum in Sägespänen: normale Teilungsfiguren, Pyknosen, Absterben der Zellen.

3. Einwirkung des Alkaloids 24 Std: Niederschläge, Pyknosen, Pseudoplasmolyse, nur Prophasenfiguren, Kernverschmelzungen.

4. Einwirkung 24 Std + 24 Std Wachstum in Sägemehl: gut ausgeprägte Pyknosen, mitotische Figuren, auch Absterben der Zellen.

5. Einwirkung 48 Std: Niederschläge, zweikernige Zellen, Kernverschmelzungen zu polyploiden Kernen (Abb. 26).

6. Einwirkung 48 Std + 24 Std Wachstum in Sägemehl: wenige oder keine Teilungen, in anderen Objekten normale Mitosen, Pyknosen, Absterben der Gewebe.

7. 72 Std Einwirkung des Alkaloids: fast keine Teilungsfiguren, Pseudoplasmolyse, Absterben.

8. Einwirkung 72 Std + 24 Std Wachstum in Sägemehl: wenige Mitosen, Pyknosen, Absterben der Zellen.

Ergebnis. In dieser Konzentration ruft das Alkaloid Niederschläge, Abnahme bzw. Einstellung der Mitosen, Pyknose, Absterben der Gewebe hervor. Nach 24—48 Std der Einwirkung wurden zweikernige Zellen, Kernverschmelzungen und Polyploidie gefunden.

Serie C (0,2%). 1. Einwirkung 72 Std: Einstellung der Teilungen (nur einige Prophasen sind zu sehen), Pyknosen und Amöbopyknosen, verunstaltete Zellkerne, Niederschläge, Pseudoplasmolyse, Absterben der Gewebe, vergrößerte Kerne in der Wurzelhaube und an der Wurzelperipherie.

2. Einwirkung des Alkaloids 72 Std + 49 Std Wachstum in Sägemehl: Einstellung der Teilungen, Pyknosen, Amöbopyknosen, verkleinerte Kerne, einzelne Pyknomitosen (durch pyknotische Prozesse betroffene Teilungsstadien).

Ergebnis. Die Alkaloidwirkung zeigt sich in der irreversiblen Einstellung der Teilung und im Absterben der Gewebe.

Serie D. Um die Frage zu beantworten, ob in diesen Versuchen nicht auch das Tartrat-Ion mitwirkt, wurde eine weitere Versuchsserie mit wäßrigen Kaliumbitartrat-Lösungen derselben Konzentration (0,1%) vom p_H 5,3 durchgeführt. Folgende Ergebnisse wurden erhalten:

1. Kontrollversuch mit destilliertem Wasser (72 Std). Der Versuch wurde in einer zugedeckten Glasdose durchgeführt, in der das Wasser oft erneuert wurde. Makroskopisch wurde nur schwaches oder gar kein Wachstum der Objekte beobachtet; dementsprechend fehlen in den Präparaten Teilungsfiguren; im ganzen sehen die Schnitte fast normal aus, außer einigen pyknotischen Zellkernen, die oft wie dichte Plättchen aussehen. Weitere Versuche wurden in offenen Dosen durchgeführt.

2. Einwirkung von *Kaliumbitartrat*-Lösung 25 Std 30 min. Makroskopisch: nur sehwaches Wachstum der Würzelchen; mikroskopisch: keine Teilungsfiguren, schwache Pyknotisierung der Kerne.

3. Einwirkungsdauer 25 Std 30 min + 21 Std 30 min Wachstumsdauer in Sägemehl: normale Teilungsfiguren; im Gegensatz dazu erscheinen im Parallelversuch mit Alkaloidsalz nach 24 Std des Wachstums in den Sägespänen die Teilungen nicht wieder (vgl. S. 182).

4. Einwirkungsdauer 72 Std. In den gut gefärbten Schnitten sind keine Teilungsfiguren zu finden. Das Cytoplasma ist vacuolisiert.

5. Einwirkung 72 Std, Wachstum 48 Std. Makroskopisch nur schwaches Wachstum beobachtet. Im Gegensatz zu den Objekten aus Alkaloidserie, wo nur sehr wenige Mitosen gefunden wurden, wurden hier zahlreiche normale Teilungsfiguren festgestellt.

6. Unterbrochene Einwirkung des Salzes und der normalen Bedingungen: 2 Std + 3 Std 30 min + 2 Std + 15 Std 45 min. Im ganzen 4 Std bzw. 19 Std 15 min. Makroskopisch: gutes Wachstum der Würzelchen, mikroskopisch: nur wenige Teilungsfiguren gefunden. Das Aussehen der Präparate ist normal.

7. Unterbrochene Einwirkung: 2 Std + 2 Std + 1 Std + 20 Std 15 min. Im ganzen 3 Std bzw. 22 Std 15 min. Makroskopisch: gutes Wachstum, mikroskopisch: normale Mitosen.

Ergebnis. 1. Eine unterbrochene Kaliumbitartrat-Einwirkung während 3—4 Std ruft keine Änderungen in den Objekten hervor.

2. Die 24—72stündige Einwirkung dieses Salzes kann die Einstellung der Mitosen hervorrufen, die im Gegensatz zur Alkaloidwirkung, jedoch reversibel ist.

3. Auch destilliertes Wasser kann schwache Änderungen bei längerer Einwirkung (72 Std) hervorrufen, bei der 19stündigen Einwirkung fehlt dieser Effekt. Der giftige Einfluß des destillierten Wassers ist bekannt (YAMAHA 1927).

4. Das p_H des Gynergens und des Kaliumbitartrats waren gleich (5,3), was dafür spricht, daß die verschiedene Wirkung in beiden Fällen nicht durch verschiedene Acidität der Lösungen hervorgerufen wird.

In diesen Kontrollversuchen mit Kaliumbitartrat wurden also, abgesehen von pyknotischen Zellkernen (zuweilen nur angedeutet) und Einstellung der Mitosen nach 25—72stündiger Einwirkung keine wesentlichen cytologischen Änderungen festgestellt. Da aber nach 72stündiger Wassereinwirkung ebenfalls solche Mitoseneinstellungen und Pyknosen beobachtet wurden, kann man vermuten, daß diese reversible Mitoseinhibition und die pyknotischen Erscheinungen vielleicht dadurch bedingt sind, daß die Versuchsobjekte ganz in die Lösungen getaucht wurden und nicht genügend mit Luft versorgt waren. Zugunsten dieser Möglichkeit spricht die nachfolgende Erholung unter normalen Bedingungen. Die Nuclealfärbung bleibt hier normal. Da das Kaliumbitartrat keine besonderen cytologischen Änderungen in den Zellen hervorruft, glauben wir, daß man die charakteristischen Änderungen, die durch Ergotaminsalze hervorgerufen wurden, dem Alkaloidbestandteil, nicht aber dem Tartrat-Anion zuschreiben muß.

Ergotoxintartrat

Die beiden Versuchsserien im Jahre 1955 wurden mit der 0,05%igen wäßrigen Lösung dieses Alkaloids vom p_H 5,5 durchgeführt. Die Fixierung der Objekte wurde sofort nach dem Versuch oder nach der Erholung der Objekte in feuchten Sägespänen durchgeführt.

Die Hauptergebnisse. 1. Einwirkungsdauer 8 Std. Abnahme der Zahl der Teilungsfiguren bis zu vereinzelten (in etwa 75% der Objekte); Pyknosen, eckige Zellkerne, Polyploidie, Pseudoplasmolyse und Absterben der Gewebe (Abb. 34, 38).

2. Einwirkungsdauer 8 Std, Wachstumsdauer in Sägemehl 20 Std 45 min. Niederschläge, Pyknosen, einzelne Teilungsfiguren (50% der Objekte), Chromosomenloslösung; zweikernige Zellen, eventuelle Polyploidie sind nicht ausgeschlossen.

3. Einwirkungsdauer 16 Std, Wachstumsdauer in Sägemehl 7 Std 30 min. Niederschläge, geringe Unregelmäßigkeiten in der Gewebearchitektonik, mehr oder weniger normale Teilungen.

4. Einwirkungsdauer des Alkaloids 24 Std. Niederschläge von feinen Körnchen bis zu großen Tropfen; Pyknosen, verunstaltete Zellkerne, Amöbopyknosen, zweikernige Zellen, Kernverschmelzungen (Abb. 35), Polyploidie (in 40% der Objekte), auch in den Pleromzellen. Normale Teilungsfiguren in etwa 40% der Objekte.

5. Einwirkungsdauer 24 Std, Wachstumsdauer in Sägemehl 26 Std 30 min. Niederschläge, die Golgi-Elemente nachahmen, Pyknoseanfang, zuweilen schwache Zellendislokationen, bzw. „Maceration" im Wurzelinnern, vereinzelt auch Loslösung der Chromosomen. Normale Teilungsfiguren in 66% der Objekte.

6. Unterbrochene Einwirkung des Alkaloids: 5 Std + 3 Std Erholung + 18 Std 30 min Einwirkung + 4 Std 30 min Erholung. Im ganzen 23 Std 30 min Einwirkung bzw. 7 Std 30 min Erholung. Niederschläge, nur einzelne mitotische Figuren (Prophasen), in den Periblemzellen große Zellkerne mit Spalten bzw. Falten usw. (Verschmelzung, Schrumpfung?).

7. Einwirkung 72 Std: Beginn der Pyknosen, die Teilung im ganzen in den Normgrenzen. Es wurden 2 Satelliten beobachtet (Prophase, Abb. 37).

8. Einwirkungsdauer 72 Std, Wachstumsdauer in Sägemehl 25 Std 30 min. Niederschläge. Mitotische Figuren in allen Objekten; außer den normalen Figuren auch „befreite" Chromosomen. Es wurden starke Störungen der Gewebearchitektonik in einer oder in beiden Wurzelseiten beobachtet: infolge der schrägen Stellung der sich bildenden Querwände und von weiterem Gewebewachstum sind die Periblemzellen nicht in regelmäßigen Vertikalreihen angeordnet, sondern zwischen den Nachbarzellen eingekeilt. Es bilden sich große Spalten zwischen den Zellkomplexen, welche augenscheinlich durch Teilung einer und derselben Zelle entstanden sind („Kapseln"), was den Eindruck einer teilweisen „Maceration" macht (Abb. 33).

9. Einwirkung 120 Std. Niederschläge, pyknotische Kernveränderungen, nicht selten sehen die Kerne wie Plättchen oder wie verunstaltete („benagte") Gebilde aus. Keine Teilungsfiguren (mit Ausnahme von wenigen Spiremen).

10. Einwirkungsdauer 120 Std, Wachstumsdauer in Sägemehl 22 Std 30 min. Unregelmäßig gestaltete Zellkerne, zweikernige Zellen (Abb. 36), Kernverschmelzungen, große polyploide Kerne (in 40% der Objekte). Beginn der pyknotischen Veränderungen, einzelne Kernbrücken; in den Periblemzellen vergrößerte Kerne mit Spalten bzw. Falten. Teil-

weise „befreite" Chromosomen. In der Mehrzahl der Versuchsobjekte mehr oder weniger normale Mitosefiguren, in anderen nur einzelne.

Die oben erwähnten, oft beobachteten vergrößerten Zellkerne in der Wurzelhaube und in den älteren peripheren Wurzelzellen erinnern an den Effekt bei dem Wechsel von Trocknen und Befeuchtung (MILOVIDOV 1938). Es ist nicht ausgeschlossen, daß auch in diesen Versuchen die Änderung des Milieus mitwirken könnte, obgleich das Sägemehl in den Pflanzentöpfen immer gut befeuchtet wurde, so daß der Unterschied zwischen dem Feuchtigkeitsgrad in beiden Fällen nicht groß gewesen sein dürfte. Es kann sich auch um eine Alterserscheinung handeln. Ob in den oben beschriebenen Störungen des Wurzelbaues auch andere Faktoren außer dem Alkaloid (mechanischer Druck, Austrocknung) mitgewirkt haben können, kann man vorläufig nicht bestimmt sagen.

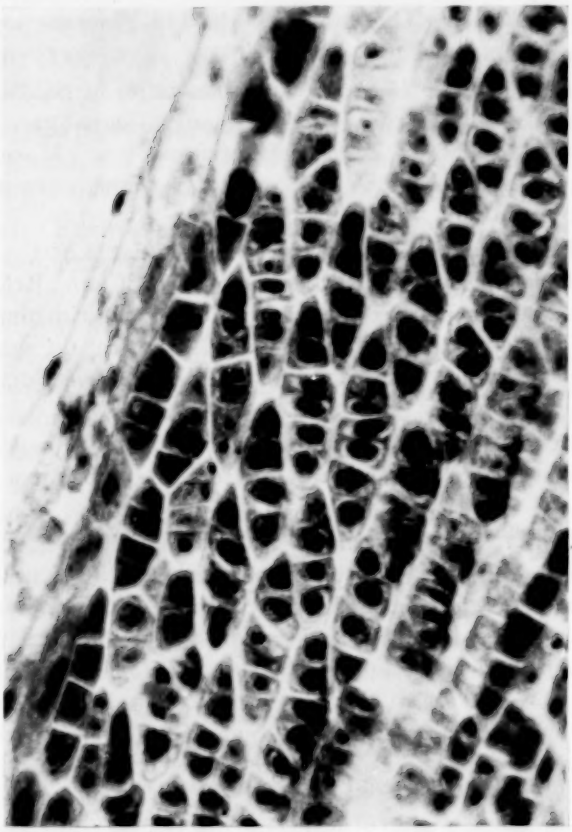
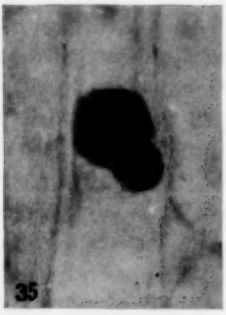


Abb. 33. Starke Deformationen der Gewebe nach der Einwirkung von Ergotoxintartratlösung während 72 Std + 25 Std 30 min Wachstum in Sägemehl



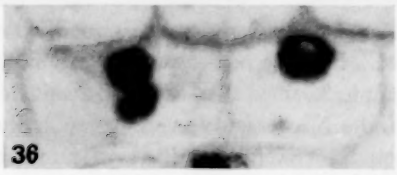


Abb. 34. Polyploide Zellkerne neben den diploiden. Wirkungsdauer 8 Std

Abb. 35. Kernverschmelzung in einer zweikernigen Zelle. Wirkungsdauer 24 Std

Abb. 36. Zweikernige Wurzelzelle, rechts eine normale Zelle. Wirkungsdauer 120 Std + 22 Std 30 min Wachstum in Sägemehl

Abb. 37. Oben: Spirem, 2 Chromosomen mit den Satelliten; unten unvollkommene Bildung der Querwand. Wirkungsdauer 72 Std

Abb. 38. Kernverschmelzungen in den zweikernigen Zellen. Wirkungsdauer 8 Std

In einigen Feulgen-Präparaten ist schon auf den ersten Blick die Grenze zwischen den schon vor der Fixierung toten und den lebenden Zellen gut zu sehen: in den ersten sind die Zellkerne rot, in den letzteren normal violett. Es wäre sehr lehrreich, diese Erscheinung bei anderen Pflanzenarten und -organen nach der Einwirkung verschiedener natürlicher und Versuchsfaktoren, sowie auch in Tiergeweben zu verfolgen. Man fragt sich, ob es nicht möglich wäre, dieses Anzeichen zur Unterscheidung von nekrotischen Zellen in pathologischen Organen auszunutzen. Indessen ist es nicht ganz klar, ob dieser Effekt nur durch Dehydratisierung und Änderung der Konsistenz der Kerne beim Absterben, oder durch chemische Veränderungen in denselben hervorgerufen wird; es scheint uns, daß hier eher eine pyknotische Tendenz die Hauptrolle spielt, obwohl an anderen Stellen die pyknotischen Figuren tief, aber typisch violett gefärbt sein können. Wir wissen auch nicht, ob dieser Effekt überall so klar hervortritt.

Sehr verbreitet sind auch in diesen Versuchen zahlreiche Niederschläge, die zweifellos von der die Zelle durchdringenden Alkaloidlösung verursacht werden. Wie bekannt, können die Alkaloide mit den Eiweißstoffen Niederschläge bilden. Diese Niederschläge sind gewöhnlich durch den ganzen Schnitt verbreitet, in anderen Fällen befinden sie sich hauptsächlich in den inneren oder in den peripheren Wurzelteilen. Sie sind zuweilen sehr instruktiv und nehmen verschiedene Form an (vgl. S. 177, 183, 187).

Das „Freiwerden" der Chromosomen wurde auch hier in verschiedenen Teilungsphasen gesehen. Durch die Alkaloidwirkung wird die Verbindung zwischen den Chromosomen und den achromatischen Fäden der Spindel in verschiedenem Grade gelöst, wobei die ganze Figur ihre Rigidität und Einheit verliert, so daß die Chromosomen in der Zelle mehr parallel zueinander liegen und den Teilungsfiguren in dem Pollenkorn ähneln. In den Versuchen mit Ergotamin war dieser Effekt mehr ausgeprägt, obwohl auch nicht regelmäßig; in beiden Fällen trat die Abnahme der Verbindungsfestigkeit auch dadurch zutage, daß beim Schneiden solcher Objekte die Chromosomen abnorm leicht aus den Zellen herausgerissen werden können. Auch die Entspiralisierung der Chromatiden und die Tendenz zur Geradestreckung der Chromosomen wurden zuweilen beobachtet.

Der sichtbare antimitotische Haupteffekt des Ergotoxins äußert sich, wie beim Ergotamin, in der Entstehung von zwei- bzw. mehrkernigen Zellen und zwar dadurch, daß die achromatische Spindel zerstört wird oder dadurch, daß die Querwand bei der Teilung sich nur unvollkommen, einseitig bildet. Diese Schwesterkerne können später verschmelzen, was im Endeffekt zur Bildung auch von hochpolyploiden Zellkernen führen kann. Diese Ergotoxinwirkung wurde schon nach 8 Std langer

Alkaloideinwirkung beobachtet, das Abklingen wurde noch nach 20 Std langem Verweilen der Objekte in normalen Bedingungen festgestellt. Die maximale Häufigkeit von Polyploidie wurde in den Versuchen mit 24stündiger Einwirkung (40% der Objekte), das Abklingen noch nach 26stündigem Verweilen in Sägespänen festgestellt. Auch nach 120 Std Einwirkung und 22 Std Wachstum in Sägemehl wurde sie beobachtet (40% der Objekte). Diese Zahlen sind selbstverständlich nur beiläufig und beziehen sich nur auf unsere wenigen Versuche.

Die mitotischen Teilungen zeigen schon nach 8 Std langer Einwirkung des Alkaloids eine Tendenz zur Einstellung, sie erscheinen aber nach der Erholung allmählich von neuem; nach 16stündiger Einwirkung und kurzem Wachstum erreichen sie beinahe die Norm. Nach 24 Std nimmt die Zahl der Proben mit der normalen Mitosezahl ab, nach dem Wachstum unter normalen Bedingungen aber wieder zu; nach der abwechselnden Einwirkung beider Faktoren (23 Std 30 min + 7 Std 30 min) verschwinden die Mitosen, wie nach einer Einwirkung von 120 Std. Nach 72 Std war ihre Zahl aber fast normal groß. Zwischen einzelnen Würzelchen wurden aber bedeutende Unterschiede in dieser Hinsicht beobachtet. Die Bewertung der Mitosen wurde ganz allgemein nur visuell, nicht statistisch durchgeführt.

Ergebnis. Die Wirkung des Ergotoxins zeigt sich in der Störung der Mechanik der mitotischen Teilung, in der Entstehung von polyploiden Zellkernen bereits nach 8—24 Std langer Einwirkung des Alkaloids, zuweilen in den Störungen der Gewebearchitektonik der Keimwurzeln, weiter in der allmählichen Einstellung der Teilungen nach mindestens 8stündiger Einwirkungsdauer, die jedoch nach Rückkehr der Objekte in normale Bedingungen allmählich wieder erscheinen. Niederschläge und Pyknosen wurden beobachtet. Das Ergotoxin zeigt also einen antimitotischen Effekt.

Obwohl wir unseren Versuchen nur orientierenden Wert beimessen, wurden doch in denselben schon hinreichende Ergebnisse erzielt, die uns berechtigen zu behaupten, daß die beiden Alkaloidarten, das Ergotamin und die Ergotoxingruppe unter bestimmten Bedingungen als mitotische Gifte wirken: sie rufen die Einstellung der Teilungen, Teilungsanomalien, Polyploidie und Gewebenekrosen hervor. Es wird nicht ohne Interesse sein, diese Versuche auch auf anderes Pflanzenmaterial aus verschiedenen Familien, sowie auf tierische Objekte zu erweitern, wo die Anwendung der geprüften Alkaloide zu bestimmten bereits bekannten, makroskopisch sichtbaren nekrotischen Erscheinungen führt und wo ein ausführliches Studium ihres cytologischen Einflusses zur Erklärung einiger durch sie verursachten pathologischen Erscheinungen führen könnte.

Zusammenfassung

Bei der Einwirkung von Ergotamintartratlösungen (0,01% und 0,05%), Ergotaminbitartratlösungen (0,05%, 0,1%, 0,2%) und Ergotoxintartratlösungen (0,05%) auf die Keimwürzelchen von *Vicia faba* wurden folgende Ergebnisse erhalten:

1. Das *Ergotamintartrat* in der Konzentration 0,01% (Einwirkungsdauer 2—25 Std) ruft nur vereinzelte Änderungen in den Zellen hervor: Amöboidie der Zellkerne, zweikernige Zellen, Kernverschmelzungen und Niederschläge. Nach 6—24 Std langer Einwirkung des Alkaloids zum Stillstand gekommene Teilungen erscheinen von neuem nach Wiederherstellung normaler Bedingungen.

2. Das Ergotamintartrat in der Konzentration 0,05% ruft folgende Veränderungen hervor:

a) Eine abwechselnde Einwirkung des Alkaloids und normaler Wachstumsbedingungen im Laufe von insgesamt 5 Std bzw. von 3 Std zeigt keine Wirkung.

b) Dagegen wurden nach etwa 8 Std langer Einwirkung des Alkaloids und 15stündigem normalem Wachstum charakteristische cytologische Änderungen beobachtet und zwar Störungen der mitotischen Figuren in verschiedenen Phasen, Verschwinden der achromatischen Spindel, Verstreuung der Chromosomen über das ganze Cytoplasma, zuweilen in Gruppen; weiter zwei- bzw. mehrkernige Zellen, Kernverschmelzungen und als deren Folge Polyploidie verschiedenen Grades und andere Kernteilungsanomalien: abnorm dicke und kurze Chromosomen, eventuell somatische Reduktion (?) derselben.

c) In einem Parallelversuch mit destilliertem Wasser unter sonst gleichen Bedingungen wurden nur normale Mitosen gefunden.

d) Nach 8—24stündiger Alkaloideinwirkung treten pyknotische Kernveränderungen ein.

e) Bei Einwirkung bis zu 48 Std wurden mehr oder weniger normale Teilungen gefunden, nach einer längeren Einwirkung aber irreversible Einstellung der Teilungen.

3. Das *Ergotaminbitartrat* in einer Konzentration von 0,05% ruft Niederschläge, Abnahme bzw. reversible Einstellung der Teilungen nach 8—24 Std langer Einwirkung hervor; nach längerer Einwirkung (24 bis 72 Std) verschwinden die Teilungsfiguren fast irreversibel. Weitere Veränderungen: Pyknosen, Absterben der Gewebe in verschiedenem Grad, zweikernige Zellen, Kernverschmelzungen und Polyploidie (nach 24—48 Std), zuweilen losgelöste Chromosomen.

4. Das Ergotaminbitartrat in der Konzentration 0,1% sistiert die Teilungen bei Einwirkungszeiten von 24 Std ab; nach 24stündigem Verweilen in normalen Bedingungen können sie wieder erscheinen, was nach 72 Std Einwirkung kaum möglich ist. Nach 24 Std Alkaloid-

einwirkung treten starke Vacuolisierung des Cytoplasmas, Niederschläge, amöboide Kerne, einzelne zweikernige und polyploide Zellen auf (auch nach unterbrochener Einwirkung von 3, 6, 8 Std, klarer aber nach 24 Std Einwirkung).

5. In stärkerer Konzentration (0,2%) werden die Kernteilungen nach 72 Std Einwirkung irreversibel eingestellt. Absterben der Gewebe und Pyknosen.

6. Die abwechselnde Einwirkung von *Kaliumbitartrat* in der Konzentration 0,1% im Laufe von 4 Std ruft keine Änderung in den Wurzelzellen hervor, eine längere Einwirkung (24—72 Std) kann die Einstellung der mitotischen Teilungen verursachen, welche hier im Gegensatz zum Ergotaminbitartrat (0,1%) reversibel ist. Wesentliche Kernveränderungen wurden nicht beobachtet. Die erwähnten Störungen der Mitosemechanik werden also nicht durch das Tartrat-Ion, sondern durch die Ergotaminkomponente des Alkaloidsalzes bewirkt.

7. Der Einfluß einer 0,05%igen wäßrigen Lösung des *Ergotoxintartrates* zeigt sich in folgenden Phänomenen:

a) reversible Einstellung der mitotischen Teilungen nach 8—24 Std Alkaloideinwirkung und nach abwechselnder Einwirkung (etwa 24 Std im ganzen);

b) pyknotische Kernveränderungen, Niederschläge;

c) „Befreiung" der Chromosomen, Entstehung zweikerniger Zellen, Kernverschmelzung, Polyploidie bis zu hohen Graden nach einer Einwirkungsdauer von 8—24, bzw. 120 Std (eventuell mit nachfolgender Erholung unter normalen Bedingungen);

d) Störungen in der Gewebearchitektonik.

8. Der Einfluß beider Alkaloide des Mutterkornes auf die pflanzliche Zelle zeigt sich im ganzen in prinzipiell gleicher Weise, wobei die Grenzen der Einwirkungsdauer und der wirksamen Konzentration dieser Gifte in beiden Fällen einander mehr oder weniger entsprechen.

9. Das Ergotamin und das „Ergotoxin" sind Mitosegifte, welche bedeutende Störungen in der Mechanik der Kernteilung hervorrufen können.

Frau J. Burianová bin ich für wertvolle technische Mitarbeit sehr zu Dank verpflichtet.

Literatur

Barber, H., and H. Callan: The effects of cold and colchicine on mitosis in the newt. Proc. roy. Soc. B **131** (864), 258—271 (1943). — Hiraoka, T.: Somatic syndesis in *Daphne odora*. I. The chromosome behavior in mitosis. Proc. Jap. Acad. **34**, 700—705 (1958). —Levan, A., and T. Lotfy: Naphthalene acetic acid in the *Allium* test. Hereditas (Lund) **35**, 337—374 (1949). — Milovidov, P.: Einfluß von Wasser hoher Temperatur auf den Kern der Pflanzenzelle im Lichte der Nuklealreaktion. Protoplasma **17**, 32—88 (1932). — Durch Welken und Austrocknen künstlich hervorgerufene Mixoploide bei Pflanzen. Protoplasma **30**,

427—459 (1938). — La polyploidie chez *Crepis capillaris* (L.) Wallr. provoquée par la colchicine. [Tschechisch mit franz. u. russ. Zus.fass.] Sborn. Čsl. Akad. Zeměd. **19**, 8—27 (1946). — Physik und Chemie des Zellkernes. I. Protoplasma-Monogr. **20**, XIV u. 529 S. (1949). — II. Protoplasma-Monogr. **20/21**, VI u. 479 S. (1954). — Einfluß der Mutterkornpilz-Alkaloide auf die pflanzliche Zelle. I. Ergotamin. [Tschechisch]. Preslia (Praha) **27**, 283—284 (1955). — Němec, B.: Das Problem der Befruchtungsvorgänge und andere zytologische Fragen. Berlin: Gebrüder Borntträger 1910. 532 S. — Nybom, N., and B. Knutsson: Investigations on C-mitosis in *Allium cepa*. II. The cytological effect of vitamin K. Hereditas (Lund) **33**, 227—234 (1947). — Östergren, G.: Cytological standards for the quantitative estimation of spindle disturbances. Hereditas (Lund) **36**, 371—382 (1950). — Tischler, G.: Allgemeine Pflanzenkaryologie, Bd. II/2, 348 S.; 1942. Bd. II/2, 2. Lief., S. 385—720; 1943. Bd. II/2, 3. Lief., VII u. 1040 S. 1951. — Berlin: Gebrüder Borntträger. — Yamaha, G.: Experimentelle zytologische Beiträge. I, II. J. Fac. Sci. Tokyo, Ser. III, **2**, 1—214, 215—296 (1927). — Yamaha, G., u. R. Ueda: Über den Einfluß der Ultraschallwellen auf die Wurzelspitzenzellen von *Vicia faba* L. Ein Orientierversuch. Cytologia (Tokyo) **9**, 524—532 (1939).

Professor Dr. P. Milovidov,
Zytologische Abteilung der Forschungsanstalt für Heilpflanzen,
Praha 1, Jilská 16 (ČSR)

Aufnahmebedingungen

Die Arbeit muß dem Gebiet der Zeitschrift angehören und wissenschaftlich Neues bringen. Arbeiten, die ausschließlich praktischen Zwecken dienen, scheiden aus.

Bei Arbeiten aus Instituten ist eine Erklärung des Direktors oder eines Abteilungsleiters beizufügen, daß er mit der Publikation der Arbeit aus dem Institut bzw. der Abteilung einverstanden ist und den Verfasser auf die Aufnahmebedingungen aufmerksam gemacht hat.

Das Manuskript muß leicht leserlich geschrieben und völlig druckfertig sein; andernfalls sind Verzögerungen im Erscheinen unvermeidlich. Korrekturen im Satz müssen auf das sachlich Notwendige beschränkt werden.

Für die Rechtschreibung ist die „Wissenschaftliche Rechtschreibung nach JANSEN" maßgebend, mit der die Schreibung der Termini im „Handwörterbuch der Naturwissenschaften" (Jena 1931—1934) im wesentlichen übereinstimmt. Wenn nötig, wird die Angleichung durch die Herausgeber bzw. durch die Druckerei vorgenommen.

Die Darstellung soll möglichst kurz sein. Ergebnisse dürfen nicht gleichzeitig in Tabellen- und Kurvenform dargestellt werden.

Die Abbildungen sind auf das Notwendigste zu beschränken, insbesondere die Reproduktion von Photographien. Einzelfiguren einer Abbildung sind, falls es sich um Vorlagen für Strichätzungen handelt, wenn möglich so zusammenzustellen, daß sie in *einem* Klischee bei gleicher Verkleinerung reproduziert werden können. Buchstaben u. a. sind mit Bleistift beizufügen.

Die Texte zu den Abbildungen sind auf eigenem Blatt gesammelt beizugeben.

Bei einleitenden Literaturbesprechungen soll möglichst auf zusammenfassende Darstellungen verwiesen und nur das zum unmittelbaren Verständnis Notwendige gebracht werden.

Der Arbeit ist eine Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse (höchstens 1 Seite) anzufügen, die in Deutsch oder Englisch oder Französisch abgefaßt sein kann.

Zu den Literaturverzeichnissen: Bei Zeitschriftenartikeln sollen der Titel sowie erste und letzte Seite angegeben werden. In den Titeln von Büchern aller Sprachen sollen, zur Kennzeichnung gegenüber Artikeln in Zeitschriften, Substantiva wie Adjektiva groß, dagegen in den Abkürzungen von Zeitschriftentiteln die Substantiva groß und die Adjektiva klein geschrieben werden (z. B. Cell Res., aber cell. Physiol.).

Sitzungsberichte der Heidelberger Akademie der Wissenschaften Mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse

Jahrgang 1959, 2. Abhandlung:

***Stylites* E. Amstutz, eine neue Isoëtacee aus den Hochanden Perus**

2. Teil: Zur Anatomie des Stammes mit besonderer Berücksichtigung der Verdickungsprozesse

Von WERNER RAUH und HEINZ FALK

Botanisches Institut der Universität Heidelberg.

Mit 42 Textabbildungen und 1 Farbtafel. 76 Seiten Gr.-8°. 1959. DM 33,—

INHALTSVERZEICHNIS

Einleitung · Der anatomische Bau des Stammes · Die primären Verdickungsvorgänge des Stammes: Bau und Zonierung des Scheitelmeristems sowie die Bildung der primären Achsengewebe. Formwechsel und Erstarkung des Vegetationspunktes · Die kambialen Verdickungsprozesse des Stammes · Entwicklung der Wurzelstele · Diskussion der Untersuchungsergebnisse: Die primären Verdickungsvorgänge. Kambiale (sekundäre) Verdickungsprozesse. Zur Frage des Stamm-Phloems · Typologischer Vergleich: *Isoëtes* — *Stylites* · Literaturverzeichnis.

SPRINGER-VERLAG · BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG

Wilhelm Conrad Röntgen und die Geschichte der Röntgenstrahlen

Von Dr. phil. OTTO GLASSER, Professor der Biophysik, Cleveland Clinic Foundation. Mit einem Beitrag „Persönliches über W. C. Röntgen" von Dr. MARGRET BOVERI, Berlin.

Zweite Auflage. Mit 112 Abbildungen und einem Porträt. XI, 381 Seiten Gr.-8°. 1959. Ganzleinen DM 58,—

INHALTSÜBERSICHT

Die Entdeckung der Röntgenstrahlen · RÖNTGENS vorläufige Mitteilung „Über eine neue Art von Strahlen" · Der erste Eindruck der Nachricht von der RÖNTGENschen Entdeckung auf Wissenschaftler und Laien · RÖNTGENS Vortrag „Über eine neue Art von Strahlen" vor der Physikalisch-Medizinischen Gesellschaft zu Würzburg am 23. Januar 1896 · WILHELM CONRAD RÖNTGEN als Wissenschaftler und Mensch. Persönliches über W. C. RÖNTGEN · RÖNTGENS Entdeckung in der Tagespresse und in populären Zeitschriften. Röntgenstrahlen und Stein der Weisen, Vivisektionen, Temperenzbewegung. Spiritismus, Seelenphotographie, Wahrsagerei und Telepathie · RÖNTGENS Entdeckung und die wissenschaftlichen Zeitschriften. Die erste Röntgen-Fachzeitschrift · RÖNTGENS zweite Mitteilung „Über eine neue Art von Strahlen" · Prioritätsansprüche in der Frage der Entdeckung der Röntgenstrahlen · X-Strahlen oder Röntgenstrahlen? · Fluoroskopie. Öffentliche Demonstrationen der Wirkung der Röntgenstrahlen. Anfänge der Röntgenkinematographie · Röntgenstrahlen in der Medizin. Die ersten Diagnosen mit Hilfe der Röntgenstrahlen. Röntgenlaboratorien · Die Verwendung der Röntgenstrahlen im Kriege. Die juristische Bedeutung der Röntgenstrahlen · Erste Beobachtungen über die physiologischen Wirkungen der Röntgenstrahlen, insbesondere auf die Haut. Therapeutische Verwendung der Röntgenstrahlen · Die Entwicklung der Röntgenröhren und Röntgenapparate im Jahre 1896. Verstärkerschirm, stereoskopische Röntgenaufnahmen · Röntgenstrahlen in der Physik. Wesen der Röntgenstrahlen · Bestimmung der Quantität und Qualität der Röntgenstrahlen · Die praktische Verwendung der Röntgenstrahlen für nichtmedizinische Zwecke · Röntgenindustrie und Patentfragen · Die Entdeckung der Röntgenstrahlen im zeitgenössischen Humor. Merkwürdige Ansichten über die Entstehung der Röntgenstrahlen und ihre Wirkungen · Röntgenstrahlen-Pioniere · RÖNTGENS dritte Mitteilung „Weitere Beobachtungen über die Eigenschaften der X-Strahlen". Entwicklung der Röntgenologie nach 1896 · Anhang · Namen- und Sachverzeichnis.

SPRINGER-VERLAG · BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG

Springer-Verlag, Berlin · Göttingen · Heidelberg. — Druck der Universitätsdruckerei H. Stürtz AG. Würzburg
Printed in Germany